COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX64134440
QM575 .L54 Beitrage zur Histolo
RECAP

QM575 L54

COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Columbia University Libraries

http://www.archive.org/details/beitrgezurhist00lenh

BEITRÄGE

ZUR

HISTOLOGIE DES NERVENSYSTEMS

UND DER

SINNESORGANE.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

BEITRÄGE

ZUR

HISTOLOGIE DES NERVENSYSTEMS

UND DER

SINNESORGANE.

VON

MICHAEL v. LENHOSSÉK

IN WÜRZBURG.

MIT 3 TAFELN UND 15 FIGUREN IM TEXT.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1894.

QM575
L54

ALBERT VON KÖLLIKER

IN HOCHACHTUNG

GEWIDMET.

INHALT.

Seite

I. Die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae. Hierzu Tafel I. 1

II. Zur Kenntnis des Rückenmarkes der Rochen 39

III. Die Nervenendigungen in der Riechschleimhaut 71

IV. Über oberflächliche Nervenzellen im Rückenmarke des Hühnchens 79

V. Über Golgi'sche Kommissurenzellen 87

VI. Die Endknospen der Barbe und des Aales. Hierzu Tafel II. . . 93

VII. Zur Kenntnis der Spinalganglien. Hierzu Tafel III, Fig. 1 . . 127

VIII. Das Ganglion geniculi nervi facialis und seine Verbindungen . . 145

IX. Über das Ganglion sphenopalatinum und den Bau der sympathischen Ganglien. Hierzu Tafel III, Fig. 2 161

I.

DIE NERVENENDIGUNGEN

IN DEN

MACULAE UND CRISTAE ACUSTICAE.

HIERZU TAFEL I.

Die Endigungsweise des Hörnerven in den Sinnesepithelien des Gehörorganes verdient gewiss in solchem Masse das Interesse des Histologen wie des Physiologen, dass man es wohl wagen darf, einschlägige Beobachtungen zur allgemeinen Kenntnis zu bringen, wenn sie auch nichts prinzipiell Neues enthalten sollten. Auch eine Bestätigung vorhandener Darstellungen, sofern man über ganz positive Anschauungen verfügt, muss hier ja von Wert sein und gewiss wird die geringste Einzelheit, die man vielleicht dem bereits Bekannten hinzuzufügen in der Lage ist, dem Physiologen willkommen sein, der ja doch hauptsächlich auf die histologischen Befunde angewiesen ist, wenn er sich eine Vorstellung bilden soll von den Vorgängen, die bei der Übertragung der Schwingungen der Endolymphe auf die Endfasern des Hörnerven als spezifische Sinneserregung im Spiele sind.

In seinem grossen Werke[1]) hat Retzius der Endigungsweise der Acusticusfasern im Gehörorgan vor einem Jahrzehnt besondere Beachtung geschenkt und sie an der Hand der Osmium- und Goldfärbung bei den verschiedensten Wirbeltieren einer genauen Untersuchung unterzogen. In den „Allgemeinen Bemerkungen", womit das Werk abschliesst, finden wir Bd. II p. 362 die Ergebnisse, die Retzius hierüber erhielt, übersichtlich

[1]) G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm, Bd. I, 1881 und Bd. II, 1884.

zusammengestellt. Beschränken wir uns hier auf die Angaben über die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae. Bei allen untersuchten Tieren liegen im wensentlichen dieselben Verhältnisse vor. Die Fasern treten bald ungeteilt, bald nach gabeliger Teilung an die Haarzellen heran, um deren Basis in feine Primitivfibrillen aufgesplittert, schalen- oder mantelförmig zu umgreifen, wobei sich je eine Faser mit 2—4 oder 5 Zellen verbindet. Daneben glaubte Retzius noch eine zweite Form der Endigung wahrzunehmen: feine, knotige Fäserchen, die aus dem basalen Gewirr an den Zellen emporsteigen, so dass es den Anschein hatte, als würde auch der obere Teil der Haarzellen von Primitivfibrillen umstrickt. — Aus dieser Darstellung geht ohne weiteres hervor, dass sich Retzius die Beziehungen zwischen Nervenenden und Haarzellen als innigen Kontakt, als unmittelbare Kontiguität, nicht aber als Kontinuität vorstellt und somit, wie wir heute bestimmt wissen, das Richtige traf. Wenn ich dies hier besonders hervorhebe, so geschieht es nicht nur der Wichtigkeit der Sache halber, sondern auch aus einem mehr persönlichen Motiv. In einer früheren Publikation[1]), worin ich die in Rede stehenden Verhältnisse allerdings nur flüchtig berührte, glaubte ich aus der Retzius'schen Darstellung irrtümlicher Weise gerade die entgegengesetzte Meinung entnehmen, d. h. Retzius als Vertreter einer direkten Kontinuität hinstellen zu sollen, wozu ich hauptsächlich durch die von Retzius durchgehends benützten Ausdrücke „direkter Zusammenhang", „direkte Verbindung" verleitet wurde; Retzius verstand aber darunter, dies ist mir nun unzweifelhaft und geht ja aus den Einzelheiten seiner Darstellung bestimmt hervor, nur eine innige Anlagerung, nicht aber eine eigentliche Verschmelzung von Nerv und Zell-

[1]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus, Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 39, 1892, p. 133.

protoplasma. Die unbedenkliche Benützung dieser allerdings etwas missverständlichen Ausdrücke von Seiten Retzius' wird uns erklärlicher, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass jene Alternative damals noch nicht die fundamentale Bedeutung zu besitzen schien, wie heute, dass die Fragestellung, ob Kontakt oder Kontinuität vorliege, zu jener Zeit noch nicht so zugespitzt war, wie nach unseren neueren Aufklärungen über den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane. Damals handelte es sich nur um eine histologische Detailfrage, heute ist damit eine prinzipielle Entscheidung verknüpft. Denn besteht zwischen Haarzelle und Acusticusfaser bloss ein Kontakt, so sind die Haarzellen nichts weiter als „Sinnesepithelzellen", d. h. umgewandelte Epithelzellen, die von Nervenenden umstrickt sind und das histogenetische Centrum für jene Fasern liegt anderswo. Lässt sich aber zwischen beiden ein unmittelbarer Zusammenhang nachweisen oder mit anderen Worten, gehen die Fasern aus den Zellen direkt als deren Ausläufer hervor, dann erkennen wir in den Haarzellen echte Nervenzellen, die im Epithel sitzen geblieben sind, „Sinnesnervenzellen", Ursprungszellen sensibler Fasern, wie sie uns in den Riechzellen der Regio olfactoria und den von mir (a. a. O.) und Retzius[1]) nachgewiesenen sensibeln Zellen in der Epidermis der Lumbriciden entgegentreten.

Greifen wir noch aus den zahlreichen Einzeldarstellungen, die Retzius von diesen Verhältnissen giebt, diejenige heraus, die sich auf das Kaninchen bezieht (Bd. II, p. 275), nicht nur, weil sie die ausführlichste ist, sondern auch aus dem Grunde, weil das Objekt, woran unsere eigenen Untersuchungen angestellt wurden, von den von Retzius benützten Tieren dem Kaninchen am nächsten steht. Überlassen wir zunächst Retzius selbst das Wort. „Die markhaltigen Nervenfasern treten bündelweise oder

[1]) G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. III, Stockholm 1892, p. 1.

einzeln durch die membranöse Wand und ihre oberste dünne helle Schicht, die sog. Basalmembran, hindurch, geben, wie gewöhnlich, kurz vor ihrem Austreten ihre Markscheide ab und dringen verschmälert als nackte, blasse Achsencylinder in das Epithel hinaus." „Sie steigen dann zwischen den Fadenzellen mehr oder weniger senkrecht bis ungefähr zur halben Höhe des Epithels empor; hier biegen sie nach der Seite um und verlaufen eine Strecke in horizontaler Richtung; dann teilen sie sich oft dichotomisch oder verbreitern sich nur und umfassen die unteren Enden von gewöhnlich zwei, zuweilen auch drei oder vier Haarzellen." Beim Kaninchen gelang es Retzius nicht, die Gegenwart von aufsteigenden Ästchen mit voller Sicherheit nachzuweisen; zwar bemerkte er sowohl an den Maculae wie an den Cristae acusticae häufig feine, körnig-variköse Fäserchen den Zellen anhaften und sie umstricken, vermochte sich indes von deren Nervennatur nicht mit Bestimmtheit zu überzeugen.

Nach der ausführlichen Mitteilung des schwedischen Forschers ruhte die Angelegenheit eine Reihe von Jahren, was man ja auch begreiflich finden wird, war es doch bei der Genauigkeit, mit der Retzius diese Verhältnisse verfolgt hatte, nicht anzunehmen, dass es möglich wäre, an der Hand der schon von ihm benützten Verfahren über die von ihm erzielten Resultate wesentlich hinauszukommen. Es bedurfte neuer Methoden, um hier das Interesse von Neuem anzufachen. Erst seit der allgemeineren Verbreitung unserer zwei neuen, für die Erforschung des Nervensystems so bahnbrechenden Methoden: der Methylenblaufärbung und der Golgi'schen Methode tauchen wieder neue einschlägige Arbeiten auf.

Das erstere der beiden Verfahren, die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung, wurde hier wohl zuerst von Retzius selbst versucht, aber, wie er selbst angiebt, erfolglos. Erst die fleissige,

unter Merkel's Leitung ausgeführte Arbeit Niemack's[1]) brachte uns gelungene Methylenblaubilder der Endigung des Hörnerven in den Maculae und Cristae acusticae. Niemack's Darstellung beruht hauptsächlich auf Untersuchungen am Frosche. Von der ausführlich behandelten Technik der Ehrlich'schen Methode können wir hier wohl absehen; nur soviel sei erwähnt, dass teils Flächenansichten und Zupfpräparate untersucht, teils auch mit dem Gefriermikrotom Schnitte angefertigt wurden. Das wesentlichste Ergebnis, das wir der Arbeit entnehmen können, besteht in dem Nachweis, dass die Acusticusfasern in den untersuchten Sinnesepithelien frei, ohne Verbindung mit den Sinneszellen endigen. Beim Frosche fand Niemack im einzelnen folgende Verhältnisse. Das Nervenbündel verteilt sich an der Macula und sendet seine marklos gewordenen Achsencylinder nach Durchsetzung der Basalmembran in das Epithel hinein. Hier teilen sich sofort alle Achsencylinder dicho- und trichotomisch, wobei die nach allen Richtungen hin auseinanderfahrenden Fasern „sich wiederholt querverlaufende, Anastomosen bildende Fädchen zusenden." So kommt an der unteren Epithelgrenze, d. h. zwischen Basalmembran und Epithel ein sehr weitmaschiges, unregelmässiges Netz zu stande. Daraus steigen nun feine Fäserchen empor, um im Epithel selbst einen zweiten höchst engmaschigen, mit zahllosen Varikositäten ausgestatteten, horizontalen Plexus zu bilden, der siebförmig gestaltet ist, indem es für die hindurchgesteckten Stützzellen Löcher aufweist. Das Geflecht liegt in einer tieferen Ebene als die unteren Enden der Haarzellen, denn daraus erheben sich erst nach Niemack die feinen Fäserchen, die zu den Haarzellen gehen, um sich an sie in irgend einer beliebigen Richtung anzulegen und an ihnen anscheinend mit feinen Knöpfchen zu endigen. „Ausser diesen

[1]) J. Niemack, Maculae und Cristae acusticae mit Ehrlich's Methylenblaumethode. Merkel und Bonnet's Anatomische Hefte, Bd. II, 1892, p. 207.

treten noch andere Fäserchen ein, welche ohne merkbare Beziehung zu Zellen bis zur Oberfläche verlaufen und dort in der Höhe der Limitans entweder mit einer keulenförmig langgezogenen oder kolbenförmigen starken Anschwellung endigen.“ Letztere scheinen in der Randregion der Macula zahlreicher zu sein. Ausführlich geht Niemack auf die Haarzellen ein, die bei der Methylenblaufärbung einen violetten Mantel erkennen lassen. Niemack deutet diesen keineswegs — wie das frühere Untersucher, sofern sie mit anderen Methoden ähnliche Bilder erhalten hatten, thaten — als den Ausdruck eines pericellulären Fibrillennetzes, sondern als „eine Art Zwitterschicht, halb Nerv, halb Plasma“, die zwischen das Nervenende und die Zellsubstanz eingeschaltet sei, sodass also nach Niemack weder eine Kontiguität, noch aber eine unmittelbare Kontinuität beider vorliegen würde. — Viel fragmentarischer sind die Angaben Niemack's über die Verhältnisse bei Säugern, von denen das Kalb und das neugeborene Kaninchen untersucht wurden, und wir dürfen aus der etwas verschwommenen Figur 5 trotz der Versicherung des Verfassers, „die Methode habe sich auch hier bewährt“, unbedenklich den Schluss ziehen, dass die Methylenblaufärbung offenbar wegen der grösseren technischen Schwierigkeiten hier nicht so klare Anschauungen gewährt habe, wie beim Frosche. Auch hier konnte Niemack an der unteren Epithelgrenze ein sehr weitmaschiges Fasernetz, ganz ähnlich dem beim Frosch beschriebenen, nachweisen, während er sich vom Vorhandensein eines innerhalb des Epithels gelegenen engmaschigen Siebplexus nicht zu überzeugen vermochte. Aus diesem Netz steigen nun Fasern empor, die eine ausgesprochene granulierte Beschaffenheit zeigen. Diese „granulierte Masse“ weicht in der Höhe der Haarzellen becherförmig auseinander, und in sie fügt sich, eng von ihr umschlossen, die Haarzelle ein, in den centralen Partieen der Macula nur je eine oder zwei, in der Randregion jeweilen mehrere. Verf. stellt also für Säuger

die fibrilläre Umspinnung der Zellen sowie überhaupt das Zerfallen des Achsencylinders in Fibrillen in Abrede, wodurch er sich der gleich zu erwähnenden Darstellung Kaiser's nähert.

Hier wäre noch eine kurze Mitteilung von Geberg[1]) zu erwähnen, die sich zwar ausschliesslich auf die Nervenendigungen im Corti'schen Organ bezieht, aber aus dem Grunde angeführt werden darf, weil sie mit Niemack's Arbeit nicht nur in der angewendeten Methode, sondern auch in dem Nachweis der freien Endigung der Acusticusfasern an den Haarzellen übereinstimmt. Die Endfibrillen des N. acusticus liegen nach Geberg den Haarzellen nur an, hängen aber mit ihnen nicht zusammen.

Die Golgi'sche Methode wurde zur Untersuchung der Nervenendigungen im Gehörorgan zuerst wohl von O. Kaiser[2]) herangezogen, indes geht aus dem Text und noch überzeugender aus den Abbildungen der Arbeit unzweifelhaft hervor, dass dieser Forscher mit der Methode keine gelungene Nervenfärbung erhielt. So beruht denn auch die Darstellung, die Kaiser von den Nervenendigungen giebt, ohne Frage auf Bildern, die mit anderen Methoden, als die Golgi'sche, namentlich der Osmiumfärbung erzielt wurden, woraus sich auch deren eigenartiger Charakter erklärt. Denn nach Kaiser's Überzeugung löst sich der Achsencylinder, an der Basis der Haarzelle angelangt, nicht, wie das Retzius dargestellt hatte, in einzelne Fibrillen auf, sondern breitet sich ungeteilt zu einem kelchartigen Gebilde, einer „soliden Schale" aus, worin die Zelle mit ihrer ganzen unteren Hälfte wie das Ei im Eierbecher steckt. Dieser nervöse Kelch besteht also keineswegs aus Fibrillen, sondern

---

[1]) A. Geberg, Über die Endigung des Gehörnerven in der Schnecke der Säugetiere. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1892, p 20.

[2]) O. Kaiser, Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. II, 1891, p. 181.

aus einer hyalinen Grundsubstanz, in welche zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen eingelagert sind.

Retzius[1]) kommt das Verdienst zu, die Golgi'sche Methode auf diesem Gebiete zuerst mit Erfolg angewendet, oder vielleicht genauer — um auch Van Gehuchten gerecht zu werden, der die Sache gleichzeitig in Angriff nahm (s. unten) — das Verdienst, die so klaren und beweisenden Bilder, die man über die Nervenendigungen im Gehörorgan mit der Versilberungsmethode erhält, zuerst beschrieben und abgebildet zu haben. Wie Niemack in seiner ungefähr gleichzeitig erschienenen Arbeit, konnte auch Retzius mit voller Bestimmtheit den Nachweis führen, dass es sich sowohl in den Maculae und Cristae acusticae wie auch im Corti'schen Organ durchgehends um eine freie Nervenendigung handelt, wodurch diese so wichtige Frage, über die Retzius nach eigenem Zugeständnis auch nach seiner früheren in ähnlichem Sinne lautenden Darstellung noch immer gewisse Zweifel hegte, zur endgültigen Entscheidung gebracht werden konnte. Aber während bei Niemack dieser fundamentale Thatbestand nicht besonders hervorgehoben und nicht weiter besprochen wird, finden wir ihn bei Retzius wie er es verdient, ausführlich beleuchtet und gewürdigt, auf dem Boden unserer neuen Anschauungen über den Aufbau des Nervensystems. Benützt wurden hauptsächlich Hühnerembryonen aus verschiedenen Perioden und neugeborene und einige Tage alte Mäuse. Im ganzen ergaben die Befunde von Retzius eine Bestätigung seiner früheren Darstellung. Beim 11tägigen Hühnchen sah er die Fasern im Epithel mehr oder weniger senkrecht emporsteigen, um an der Zone unter den Haarzellen angelangt, knotenförmig anzuschwellen und von hier aus eine Anzahl von Ästen abzugeben. Zuweilen teilt sich die Faser

[1]) G. Retzius, Die Endigungsweise des Gehörnerven. Biologische Untersuchungen, Neue Folge III, Stockholm 1892, p. 29.

schon während ihres Aufsteigens dichotomisch und jede der beiden Äste bildet dann eine besondere Verästelung für sich. Die Äste gehen nach verschiedenen Richtungen aus und sind fein und knotig-variköse. Einige von den Ästen laufen seitlich unter den unteren Enden der Haarzellen, um sich schliesslich ebenfalls zwischen den Haarzellen nach oben zu wenden und früher oder später zuweilen in der Nähe der Oberfläche frei zu endigen. Von den Knoten oder dessen ersten Ästen biegen hier und da Äste nach unten hin ab, um entweder nach kurzem Verlauf zu endigen, oder, wieder nach oben umbiegend, die Zone unter den Haarzellen wieder zu erreichen. Im ganzen bilden die Endigungen der Acusticusfasern im Epithel Büschel, die aber von verschiedener Gestalt und Grösse, bald ziemlich einfach, bald reichlich erscheinen können. Bei der Maus, von welcher neugeborene bis zweiwöchentliche Tiere an Frontalschnitten untersucht wurden, liegen die Verhältnisse im wesentlichen gleich. Die Verzweigung der in das Epithel eindringenden Fasern erfolgt darin bald tiefer unten, bald höher oben, die Äste biegen sich oft nach der Seite, tangential um und verlaufen in dieser Richtung eine Strecke, um dann in der Regel nach oben zwischen den Haarzellen emporzusteigen und in der Umgebung der Haarzellen frei zu endigen.

Gleichzeitig und unabhängig von Retzius hat auch Van Gehuchten[1]) das Chromsilberverfahren für die Untersuchung des Gehörorgans verwertet, da indes die betreffende Mitteilung erst nach der Retzius'schen Arbeit, ja direkt auf deren Veranlassung erschien, so giebt Van Gehuchten selbst die Priorität Retzius' zu und beschränkt sich darauf, die Retzius-schen Befunde unter Vorlegung einiger gelungenen Abbildungen in den wesentlichsten Punkten zu bestätigen, vor allem die freie Endigungsweise der Acusticusfasern zwischen den Haarzellen.

[1]) A. Van Gehuchten, Contribution à l'étude des Ganglions cérébro spinaux. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 226.

Auch Ramón y Cajal bespricht in seiner das gesammte Nervensystem umfassenden bündigen Übersicht[1]) in aller Kürze die Nervenendigungen im Gehörorgan, wobei er sich, auf Grund eigener Untersuchungen, die gleich denjenigen von Retzius und Van Gehuchten an der Maus angestellt wurden, ganz an den ersteren Forscher anschliesst. Merkwürdigerweise aber zeigt die beigefügte Abbildung Fig. 21 einen etwas anderen Typus in der Verästelungsweise der Nervenfasern, als die Retzius'schen Zeichnungen. Ich kann gleich hinzufügen, dass dieses Bild auch mit meinen eigenen Erfahrungen kontrastiert. Denn während Retzius die Endfasern erst innerhalb des Epithels in der Zone der Haarzellen in ihre hauptsächlich in der Horizontalebene ausgebreitete dendritische Verzweigung zerfallen lässt, sehen wir an der Cajal'schen Zeichnung die Teilung schon unter dem Epithel vor sich gehen und die Teilungsäste als starre unverzweigte Fasern alle einfach senkrecht zwischen den Epithelzellen nach der Oberfläche hinziehen.

Die letzte Publikation über unseren Gegenstand ist eine kurze Mitteilung von H. Ayers in Milwaukee[2]). Die Ergebnisse, zu denen Ayers kam, enthalten für den Leser eine kleine Überraschung, denn sie sind denen von Retzius, Van Gehuchten, Cajal und Niemack diametral entgegengesetzt. Schon früher hat Ayers bei seinen Untersuchungen, die er mit den gebräuchlichen Färbungsmethoden über den feineren Bau des Gehörorganes angestellt hatte[3]), die Überzeugung gewonnen, dass die Haarzellen an ihrem unteren Pol alle direkt in die Acusticusfasern übergehen. Umsomehr erstaunt

[1]) S. Ramón y Cajal, Nuevo concepto de la Histología de los Centros Nerviosos. Barcelona, Heinrich y Ca, 1893, p. 56.

[2]) H. Ayers, Über das peripherische Verhalten des Gehörnerven und den Wert der Haarzellen des Gehörorganes. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1893. p. 435.

[3]) H. Ayers, The vertebrate ear. Journal of Morphology, Vol. VI, 1 and 2, 1892.

war er nun, als er die Retzius'schen Figuren Golgi'scher Präparate des Gehörorgans in die Hände bekam, die alle eine freie Endarborisation der Nervenfasern zeigen. Von vornherein überzeugt, dass jene Angaben und Abbildungen auf unvollkommener Färbung beruhen, liess er „mit dem Chromsilberverfahren eine Reihe von Ohrpräparaten (meistenteils von Sus) herstellen", die denn auch seine Voraussetzung vollkommen bestätigten. In allen Fällen, wo eine gelungene Schwärzung der Haarzellen eingetreten war, sah er aus deren Basis eine Nervenfaser hervorgehen, die er in günstigen Fällen wieder bis in eine Zelle des Ganglion cochleare verfolgen konnte. So gelang ihm denn „den von mehreren berühmten Anatomen seit einem halben Jahrhundert ersehnten sicheren Beweis der Kontinuität der Gehörnervenfäserchen mit den Haarzellen festzustellen." Die Endigungsweise der Riech- und Hörnerven ist nach ihm prinzipiell dieselbe. In beiden Fällen wachsen sie aus embryonalen Epithelialzellen als centripetal verlaufende Fortsätze hervor. Noch sei, als von den Darstellungen der anderen Forscher abweichend, die Angabe hervorgehoben, dass die Nervenzellen des Ganglion spirale cochleae durchaus nicht alle bipolar seien, sondern dass neben den allerdings in der Mehrzahl vorhandenen bipolaren Formen nicht selten auch noch multipolare Zellen mit 3 bis 6 oder noch mehr Fortsätzen vorkommen sollen.

Meine eigenen Erfahrungen, zu denen ich nun übergehe, beziehen sich auf dasselbe Objekt, das von Retzius, Van Gehuchten und Cajal zur Untersuchung hauptsächlich benützt wurde, auf die Maus, und zwar bediente ich mich gleich jenen Forschern neugeborener und einige Tage alter Tiere, bis zum 10. Tage. Während das Corti'sche Organ zu dieser Zeit noch durchaus nicht zu seiner endgültigen Gestaltung differenziert

ist, zeigen die Maculae und Cristae acusticae schon ein Verhalten, das sich von demjenigen beim vollkommen entwickelten Tiere kaum unterscheidet, wenigstens was die Beschaffenheit und Anordnung der Zellen betrifft; für die feineren Verhältnisse der Nervenendigungen wird man dies freilich, so lange man sie nicht auch beim ganz reifen Tiere mit der Golgi'schen Methode untersucht hat, nicht in jeder Einzelheit mit Bestimmtheit vertreten können. Es wäre ja möglich, dass sich in geringen Details später noch gewisse Veränderungen einstellen, indes wird man wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass solche Veränderungen, wenn sie überhaupt erfolgen, sich nur auf sehr nebensächliche Punkte beziehen.

Es mag hier eine kurze technische Anleitung Platz finden für denjenigen, der sich etwa selbst von der Richtigkeit des hier mitgeteilten überzeugen oder, ohne eine solche kritische Absicht, sich einfach derartige Präparate zu Demonstrationszwecken anfertigen wollte. Man bringt die ganze Schädelbasis (Schädeldach, Hirn und Unterkiefer werden entfernt) für 3—4 Tage in etwa 30 ccm der bekannten Golgi'schen Mischung ($3^1/_2$% Kali bichromicum = 24 ccm[1]), 1% Osmium = 6 ccm), überträgt das Stück dann, nachdem man es etwas auf Filtrierpapier abgetrocknet hat, für zwei Tage in ungefähr ebensoviel 1%ige Silberlösung. Älteren Silberlösungen ist vor frischen der Vorzug zu geben, doch führt auch eine frische Lösung zum Ziele, sofern ihr eine Spur Ameisensäure (1 Tropfen auf 300 g) zugesetzt ist. — Diese einfache Behandlung liefert aber für unsere Zwecke selten befriedigende Resultate; es empfiehlt sich vielmehr stets die von R. y Cajal eingeführte „doppelte Methode" anzuwenden, d. h. die in der angegebenen Weise bereits behandelten Stücke für

[1]) Ausführlichere Anleitung zur Golgi'schen Methode findet man in meiner Zusammenstellung: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1893.

zwei Tage nochmals in das Osmio-bichromgemisch (man kann sich der schon einmal benützten Lösung, sofern sie noch etwas Osmium enthält, bedienen) und für weitere 2—3 Tage in Silberlösung zu bringen. Dann kann man fast mit Sicherheit auf Erfolg rechnen. Zur Verarbeitung taucht man das Stück zunächst auf etwa eine Viertelstunde in absoluten Alkohol, für eine Minute in eine mitteldicke Celloidinlösung, und befestigt es dann mit einigen Tropfen Celloidin oder Photoxylin, die man auf der Luft auftrocknen lässt, horizontal, mit der Basis nach unten auf Kork oder noch besser auf Hollundermark. Man kann das Festhalten des Stückes durch Daraufblasen beschleunigen. Geschnitten wird mit dem Mikrotom unter Befeuchtung mit 80%igem Alkohol. Die Schnitte dürfen nicht dünner als etwa 0,06 - 0,08 mm ausfallen; die im Gange befindliche Verknöcherung verursacht bei dieser Schnittdicke keine Schwierigkeiten, was wohl zum Teile der entkalkenden Wirkung des Golgi'schen Gemisches zuzuschreiben ist. Sie werden mit dem nebenstehenden Mikroskop gleich auf den Ausfall der Reaktion geprüft; ist diese in befriedigender Weise eingetroffen, so entwässert man sie in absolutem Alkohol und hellt sie in Nelkenöl, worin sie nur ganz kurz verbleiben dürfen, und noch einen Augenblick in Xylol oder Toluol auf. Aufgehoben werden die Schnitte in Xyloldamarlack, ohne Benützung eines Deckglases. Noch wäre hinzuzufügen, dass man dem Auseinanderfallen des Schnittes während des Mikrotomierens dadurch vorbeugen kann, dass man jeweilen auf die Schnittfläche mit dem Glasstab eine dünne Schichte diluierten Celloidins aufträgt und den Schnitt erst anfertigt, nachdem diese ein bischen eingetrocknet ist.

Horizontalschnitte eignen sich nur vortrefflich zur Untersuchung des Gehörorgans. Man erhält nicht nur richtige Anschauungen von den Maculae und Cristae acusticae, sondern hat auch den Vorzug, die Schnecke in der Achse des Modiolus getroffen zu haben. Frontalschnitte der Schädelbasis, wie sie

von Retzius vorgezogen wurden, geben allerdings ebensogute Bilder, doch ist deren Anfertigung nicht so bequem, wie die der Horizontalschnitte. —

Ist nun die Imprägnation gelungen, und das wird wohl — sofern man sich an die angeführten Massregeln hielt — sehr oft der Fall sein, so gewähren die Schnitte in vielen Beziehungen die überraschendsten, instruktivsten Bilder. Denn nicht nur die Nervenendigungen im Gehörorgan, nicht nur die Zellen der Acusticusganglien treten darin elegant in die Erscheinung, sondern es kommen häufig noch viele andere interessante Dinge mit wunderbarer Klarheit zur Ansicht. Man sieht fast immer imprägnierte Zellen in den Ganglien der Hirnnerven, namentlich im Ganglion Gasserii und kann die T-förmige Teilung ihres Fortsatzes leicht verfolgen. Auch das Ganglion cervicale superius weist oft imprägnierte Zellen auf, die sich durch ihre Multipolarität und ihren ganzen Typus von den Zellen der Cerebrospinalganglien ausserordentlich scharf unterscheiden. Häufig wird man weiterhin gelungene Bilder der Riechsschleimhaut bekommen und darin das Verhalten der sich an ihrem unteren Pol in eine Olfaktoriusfaser fortsetzenden Riechzellen sowie der freien Nervenendigungen studieren können. Seltener gelingt es, an der Netzhaut die schwarzen Zeichnungen hervorzurufen, während der Optikus bis zu seinem Eintritt in den Augapfel sehr häufig imprägniert erscheint. An den Augenmuskeln imprägnieren sich fast immer motorische Nervenendigungen in grosser Anzahl, schon etwas seltener die Nervenendigungen in der Haut. Damit ist nur ein Teil all der interessanten Dinge erschöpft, die uns derartige Präparate bei günstigem Ausfall der Imprägnation und natürlich auch bei genauer und sachkundiger Durchsicht enthüllen, aber vielleicht genug, um manchen von den Lesern dieses kurzen Aufsatzes zur Wiederholung dieser Versuche zu veranlassen.

Aus meinen Präparaten geht nun, um das prinzipiell wich-

tigste Ergebnis, zu dem ich gekommen bin, gleich vorauszuschicken, ebenso wie aus denen von Retzius, Van Gehuchten und Cajal unzweifelhaft die Thatsache hervor, dass die Endigungen der Acusticusfasern in den Sinnesepithelien des Gehörorganes, in den Maculae und Cristae acusticae wie in der Papilla acustica basilaris stets unter dem Bilde freier Verästelungen erfolgen, und dass die Beziehungen der Endfasern zu den Haarzellen allenthalben auf einfachem Kontakt beruhen. Das histogenetische und offenbar auch das trophische Centrum für jene Fasern liegt in den Ganglien des Hörnerven. Aus den Ganglienzellen dieser wachsen sie in der ersten Entwickelung nach zwei Richtungen hin, nach dem Gehirne und dem peripherischen Endapparate hin, hervor, um sich schliesslich hier wie dort in freie Endarborisationen aufzusplittern.

Eine sekundäre Verbindung dieser Fasern mit anderen Zellgebilden besteht nicht und würde ja auch mit den wichtigsten Strukturprinzipien, die sich aus den neueren Erfahrungen über den feineren Bau des Nervensystems ableiten lassen, in schärfstem Widerspruche stehen. Wenn Ayers die aus einer Nervenzelle als deren direkter Ausläufer hervorgehende Faser unbedenklich wieder in eine andere Zelle einmünden lässt, ohne wenigstens die Fremdartigkeit dieses Befundes zu betonen, so zeigt dies eben, dass er sich mit den neueren Ergebnissen der Nervenhistologie nicht genügend vertraut gemacht hat, dass ihm eine der fundamentalsten Verallgemeinerungen, zu denen uns die Forschungen der letzten Jahre auf dem einschlägigen Gebiete berechtigt haben, die Erkenntnis, dass das gesamte Nervensystem aus selbständigen Nerveneinheiten oder Neuronen (das Neurōn im Singular), wie sie Waldeyer benannt hat, besteht, dass alle Nervenfasern also nur auf der einen Seite mit einer Nervenzelle zusammenhängen, auf der anderen stets frei auslaufen — nicht recht klar geworden ist. Nun wäre ja immerhin möglich, dass

neben den im Ganglien spirale und cochleare entspringenden Elementen, die in den Endapparaten natürlich frei auslaufen müssen, noch ein zweites Sytem von Fasern vertreten sei, Elemente, die ihren Ursprung gleich den Olfactoriusfasern ganz an der Peripherie, aus den Haarzellen nehmen und in ihrem centripetalen Verlaufe die Ganglion einfach durchsetzen würden, ohne Beziehungen zu deren Zellen einzugehen. Auch Retzius stellt die Möglichkeit solcher Fasern auf, allerdings nur um sie gleich als thatsächlich nicht verwirklicht zurückzuweisen. Auch ich vermisse alle Anhaltspunkte für die Annahme einer solchen Ursprungsweise; überall, wo sich nur an meinen Präparaten die Endigungen der Hörnerven in den Epithelien geschwärzt hatten, stellten sie sich als freie terminale Verästelungen dar. Ich zögere daher keinen Augenblick zu behaupten, dass der so kategorische Widerspruch des amerikanischen Forschers gegen die Retzius'schen Angaben auf einem offenbar durch eine vorgefasste Meinung geförderten Beobachtungsfehler beruht. Es liegt ja auf der Hand, dass bei dem innigen Kontakt zwischen der Haarzelle und der sich daran anschmiegenden Faser die intensive Schwärzung beider das Trugbild einer direkten Kontinuität vortäuschen kann. Aber schon der Umstand — der ja bei halbwegs gelungener Imprägnation Niemandem entgehen kann — dass die Fasern nicht ungeteilt an die Haarzellen herantreten, wie etwa die Olfactoriusfasern an die Riechzellen, sondern sich im Epithel in der Zone der unteren Enden der Haarzellen zu reichlichen dendritischen Verästelungen aufsplittern und so hier ein dichtes Geflecht bilden, muss ja ein solches Trugbild als solches erkennen lassen.

Die Nervenzellen der Acusticusganglien (Taf. I Fig. 1) unterliegen leicht der Golgi'schen Imprägnation und zeigen dabei stets so scharfe und glatte Ränder, dass eine Auflagerung von Chromsilberniederschlägen auf ihrer Oberfläche, wie wir ihr bei den centralen Nervenzellen nicht selten begegnen, hier mit Bestimmtheit aus

zuschliessen ist. Vom Kern wird man selten etwas wahrnehmen. Die Form der Zellen ist meist regelmässig elliptisch, doch weisen manche an ihren Rändern kleine napfförmige Vertiefungen, Druckerscheinungen von Seiten benachbarter Zellen, auf. Bei den Zellen des Ganglion spirale gelang es mir ab und zu, den peripheren Fortsatz bis zu seiner Endigung im Corti'schen Organ im Zusammenhange zu verfolgen, bei denen das Ganglion vestibulare, die von dem Gebiet ihrer Endigung etwas entfernter liegen, bekam ich die Zellen und die terminalen Verästelungen ihres epithelialen Ausläufers nie auf ein und demselben Schnitte zu Gesicht. So oft sich nur die Zellen, mitsamt ihrer Fortsätze imprägniert hatten, ergaben sie sich sowohl im Ganglion vestibulare wie im cochleare als bipolar, und zwar erschienen die meisten von regelmässiger oppositipoler Beschaffenheit, doch traf ich manchmal auch namentlich in den seitlichen Teilen der Ganglien etwas unsymmetrisch gestaltete Exemplare an, wo der Zellkörper aus der Richtung der Fortsätze etwas seitlich abwich. Multipolare Formen, wie sie Ayers angiebt, konnte ich weder in den Ganglien der N. vestibularis, noch in denen des N. cochlearis jemals wahrnehmen. — Bekanntlich stellt die bipolare Form der Zellen in den Ganglien des Acusticus nicht wie in den anderen Cerebrospinalganglien eine Übergangserscheinung dar, sondern entspricht dem endgültigen Verhalten, indem jener eigentümliche Abschnürungsvorgang, der dort die ursprünglich auch stets bipolaren Zellen durch stielartige Verdünnung und Verlängerung ihres an die beiden Fortsätze grenzenden Zellkörperabschnittes zu pseudo-unipolaren gestaltet, hier aus Gründen, die sich einstweilen unserer Beurteilung entziehen, unterbleibt. Man darf also mit Retzius sagen, dass hier eine „niedere Form", d. h. eine Form, die in den anderen Cerebrospinalganglien nur als Entwickelungsstufe von den Zellen durchlaufen wird, dauernd festgehalten erscheint. — Hier möchte ich noch eine Beobachtung einschalten, die mir in vielen Fällen sehr aufdringlich entgegen-

trat, und die ich bei Retzius und Van Gehuchten wohl mehrfach bildlich wiedergegeben, aber ebensowenig wie bei den anderen eingangs angeführten Autoren, mit Ausnahme von R. y Cajal, hervorgehoben finde. Es ist das die Wahrnehmung, dass die zwei einander gegenüberliegenden Fortsätze in der Mehrzahl der Fälle sowohl an Kaliber wie auch in ihrer Abgangsweise etwas verschiedene Verhältnisse erkennen lassen. Der eine erscheint nämlich sehr häufig dünner als der andere und entspringt dabei scharf abgesetzt von der Konvexität der Zelle, während der andere, der breitere, daraus mehr mit kegelförmigem Anschluss hervorgeht. Dabei lässt der letztere in seinem Anfangsstück, bis zu einer gewissen Entfernung von der Zelle, bis zur Stelle offenbar, wo die Markscheide auftritt, etwas unregelmässige, zackige Ränder erkennen, während der zartere Ausläufer von Anfang an glatt erscheint. Es sind das Differenzen, die uns schon von den anderen cerebrospinalen Ganglien her bekannt sind. Auch dort erscheint, wie ich dies zuerst an den Spinalganglien des Frosches [1]) nachweisen konnte, der eine Ausläufer sehr oft schwächer als der andere, und wenn wir zurückgehen auf das embryonale Stadium, wo die Zellen noch die ursprüngliche bipolare Beschaffenheit darbieten, so finden wir auch die geschilderten Unterschiede in der Einpflanzungsweise der Fortsätze in den Zellkörper ausgeprägt. Aber merkwürdigerweise haben in den Acusticusganglien die beiden Ausläufer die Rollen getauscht Denn während in den Spinalganglien der dünne und unvorbereitet entspringende stets dem centralen entspricht, der dickere dem peripherischen, liegt hier die Sache gerade umgekehrt: hier ist der peripherische, d. h. nach dem Endorgan gerichtete Ausläufer der zartere, der centrale, d. h. nach dem Gehirn hinstrebende der kräftigere. Nun möchte ich diesem Unterschiede

[1]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 26, 1886, S. 434.

keine irgendwelche fundamentale Bedeutung zuschreiben. Das stärkere Kaliber der einen Faser erscheint mir vielmehr einfach mit der grösseren Länge der Strecke, die sie zurückzulegen hat, zusammenzuhängen, der längere Achsencylinder muss immer der kräftigere sein, sei er nun der centrale oder der peripherische und auch die Eigentümlichkeit in der Ursprungsweise glaube ich aus der grösseren Energie der produktiven Thätigkeit, die die Zelle nach der Seite des längeren Fortsatzes hin entfaltet, erklären zu können. Die Zelle hat sich auf jener Seite mehr anzustrengen, tritt also gleichsam stärker aus sich selbst heraus, diese stärkere Bethätigung lässt dann ihre Spuren in Form eines innigeren Anschlusses der Faser an den Zellkörper zurück. Das ist freilich eine etwas bildliche Ausdrucksweise, indes kann ich meine Auffassung dieser Dinge auf keine andere Art besser kennzeichnen. — Ich habe vorhin R. y Cajal als den einzigen Forscher namhaft gemacht, bei dem sich etwas ähnliches aufgezeichnet findet. Das Ganze, was Cajal hierüber sagt, ist Folgendes (a. a. O. p. 56): „La expansión exterior de las bipolares acústicas es más espesa que la interior y puede regularse como una prolongación protoplásmica, mientras que la interiór o profunda, mucho más fina, puede considerarse como un verdadero cilindro-eje.“ Aus diesen Zeilen wird der Leser wohl mit einiger Überraschung entnehmen, dass Cajal die Verhältnisse gerade umgekehrt darstellt, als ich sie beschrieben habe, indem er gerade den peripherischen als den dickeren, den centralen als den dünneren Fortsatz kennzeichnet. Auch in der Figur sind die Verhältnisse so wiedergegeben. Natürlich war ich selbst im höchsten Grade erstaunt, als ich die betreffende Stelle las, und durchprüfte sofort auf den fraglichen Punkt hin nochmals so genau wie möglich alle meine Präparate. Nach der sorgfältigen Untersuchung dieser kann ich nun nicht anders, als an meiner oben gegebenen Darstellung festhalten und muss annehmen, dass hier von Seiten Cajal's eine Verwechselung

vorliegt, was bei der ausserordentlichen Genauigkeit und Schärfe der Beobachtung, die den spanischen Forscher auszeichnet, gewiss ein seltener Fall ist. Ich möchte noch als Beleg für die Richtigkeit der von mir vertretenen Darstellung anführen, dass die Verschiedenheit der Ausläufer in dem Sinne, wie ich sie angegeben habe, auch an mehreren der Retzius'schen und Van Gehuchten'schen Figuren mehr oder weniger deutlich zur Ansicht kommt, so z. B. an der Figur 3 der Tafel XI des Retzius'schen Werkes (Biol. Unters. Neue Folge III) und den Figuren 8 B, 9 und 11 der Van Gehuchten'schen Arbeit (Contribution à l'étude des Ganglions cérébro-spinaux, etc.).

In den Maculae und Cristae selbst tritt eine Färbung der Zellen, wenigstens in gelungener Weise, nicht sehr leicht ein, noch verhältnismässig häufiger ist dies der Fall an den Stützzellen, die dann eine intensiv schwarze Färbung erkennen lassen, während die Haarzellen, wenn sie der Imprägnation auch unterliegen, öfters nur einen hellbraunen Ton annehmen, was insofern günstig ist, als man dann ab und zu, wie das auch Retzius erwähnt, an ihrer Oberfläche die tiefschwarzen Nervenfäserchen noch emporklimmen sieht. Die Anschauungen, die die imprägnierten Zellen gewähren, bestätigen die früheren Beschreibungen. Die Stützzellen erscheinen in ihrer charakteristischen Gestalt, in der oberen Hälfte des Epithels, zwischen den Haarzellen fadenförmig verdünnt, unten aber flaschenförmig verbreitert und an der unteren Epithelgrenze scharf abgeschnitten endigend. Die Haarzellen präsentieren sich als cylindrische, nach oben hin etwas verjüngte Elemente, die unten abgerundet und verdickt endigen; der untere Teil beherbergt den rundlichen Kern. Sie besitzen bekanntlich die Eigenart, dass sie nicht bis zur unteren Grenze des Epithels herunterreichen, sondern schon etwas höher, aber alle streng in demselben Niveau endigen. Ein wenig abweichend von Retzius und Kaiser, die sie schon in der halben Höhe ihr Ende finden lassen, sehe ich bei der Maus, dass sie

stets fast das untere Drittel des Epithels erreichen, also mit ihrem unteren Ende etwas unter die von jenen Forschern angegebene Linie herunterkommen. Da sich aber meine Erfahrungen ausschliesslich auf die Maus und noch dazu auf junge, nicht vollkommen entwickelte Exemplare beziehen, so möchte ich auf diesen Unterschied keinen besonderen Nachdruck legen, da es doch möglich ist, dass die Verhältnisse bei anderen Spezies etwas anders liegen oder sich nach vollendetem Wachstum bei der Maus noch etwas ändern. Diese Eigenart der Haarzellen verleiht nun nicht nur dem Epithel ein besonderes Gepräge, sondern bestimmt auch als wesentlichster Faktor den Typus der Endverästelungen der Acusticusform, denn auf einen möglichst innigen Kontakt mit den Haarzellen hin ist ihre ganze Anordnung, ihr Verhalten im Epithel berechnet, und es gewährt geradezu einen intimen Reiz, zu verfolgen, wie hier die Bauverhältnisse bis in alle Einzelheiten hinein mit unseren physiologischen Voraussetzungen übereinstimmen.

Für die genauere Darstellung der Nervenendigungen bitte ich den Leser, die dieser Arbeit beigegebenen Figuren, die der Macula acustica sacculi der Maus entnommen sind, in Augenschein zu nehmen. Fig. 2 stellt einen grösseren Abschnitt derselben, mit zahlreichen imprägnierten Fasern dar, die beiden anderen geben Stellen wieder, wo sich einzelne Fasern isoliert, aber bis in ihre letzten Verzweigungen hinein geschwärzt hatten.

Wir sehen zunächst an Fig. 2 ein kräftiges Nervenbündel, das teils aus parallelen, teils auch aus etwas verflochtenen Fasergruppen besteht, sich der Macula von unten her nähern, um sich über deren ganze Ausdehnung gleichmässig fächerartig auszubreiten. Von einer Markscheide sieht man natürlich an den Golgi'schen Präparaten nichts, aber andere Färbungen ergeben, dass sie mit einer solchen bis zur Stelle, wo sie ins Epithel eindringen, ausgestattet sind; an der Epithelgrenze verlieren sie sie. Die nunmehr nackten Fasern durchbrechen nun

die sog. Basalmembran, d. h. die oberste verdichtete Schichte der bindegewebigen Wand und gelangen so zwischen die Epithelzellen. Aber schon zuvor, oder auch häufiger an der Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel bemerkt man an vielen eine gabelförmige Teilung, wobei die beiden Äste spitzwinkelig oder mehr bogenförmig auseinanderweichen, um erst in einiger Entfernung von einander im Epithel aufzusteigen. Die Teilungsäste sind selten von ganz gleicher Dicke, oft ist der Unterschied in dieser Beziehung sehr scharf ausgesprochen. Die Teilungsstelle weist die charakteristische dreieckige Verdickung auf. Es ist schwer zu bestimmen, ob mehr Fasern geteilt oder mehr ungeteilt das Epithel betreten; immerhin scheinen mir die ungeteilten die anderen an Zahl zu übertreffen.

Es sei also hier auf einen Differenzpunkt zwischen meinen Befunden und denen Niemack's hingewiesen. Niemack beschreibt an der Epithelgrenze beim Frosche sowie auch bei Säugern ein weitmaschiges Geflecht. Die Bilder, die ich bei der Maus erhielt, lassen hiervon nichts erkennen.

Die in das Epithel eintretenden Fasern sind von sehr verschiedener Dicke; wir finden darunter alle Breitendurchmesser vertreten, von ziemlich derben, fast blutgefässähnlich aussehenden Fasern bis zu beinahe unmessbar feinen Fädchen. Im Epithel selbst sehen wir nun, dass sie zunächst einfach ungeteilt ihren früheren Verlauf fortsetzen, als ob sie sich gar nicht schon innerhalb des Epithels befänden, d. h. dass sie senkrecht oder auch ein Bischen schief zwischen den Stützzellen zu der Region der Haarzellen emporsteigen. Erst nachdem sie an deren Basis angelangt sind, an die sie sich mit einer oft dreieckigen derben Verdickung anlegen, erfolgt ihre weitere Verästelung. Die Zahl der Äste, in die sie zerfallen, ist nicht gross, man überzeugt sich an Stellen, wo die imprägnierte Macula von der Fläche her zur Ansicht gelangt, dass sie 3—4 nicht übersteigt. Die Äste gehen von der Teilungsstelle wie die Radien

eines Kreises vom Mittelpunkte aus und zwar breiten sie sich rechtwinkelig zu dem Verlauf ihrer Stammfaser streng horizontal, d. h. mit der Oberfläche des Epithels parallel in allen Richtungen nach der Seite hin aus, stets im Niveau des unteren Endes der Haarzellen verbleibend. Ihre streng flächenhafte, sich auf eine Ebene beschränkende Ausbreitung ist durch den schon erwähnten Umstand bedingt, dass die unteren Enden der Haarzellen alle genau in ein und derselben Höhe liegen, denn die Fasern gehen von Zelle zu Zelle. In einiger Entfernung von ihrem Ausgangspunkte, oft verhältnismässig weit davon, nachdem sie an 3—6 oder mehr Haarzellen vorbeigelaufen sind, endigen sie in der Regel in der Weise, dass sie sich an der letzten Zelle, die sie noch erreichen, seitlich aufbiegen, um bald im Kontakt mit ihrer Seitenfläche in einer freien Spitze zu endigen.

Das ist nun das Wesentlichste an der ganzen Anordnung, das Skelet des intraepithelialen Endbäumchens der Acusticusfaser; die festen Züge dieses einfachen Planes, das Bild der Nervenfaser, die an der unteren Grenze der Haarzellen angelangt, sich in 3—4 Äste aufsplittert und diese in der Ebene des Epithels an einer grösseren Zahl von Zellen hinziehen und schliesslich frei auslaufen lässt, dieses Bild müssen wir festhalten, wenn wir uns durch die weiter mitzuteilenden Einzelheiten hindurch eine richtige Vorstellung vom Plan der fraglichen Einrichtung bewahren wollen.

Eine kleine Komplikation dieses einfachen Verhältnisses wird schon dadurch eingeleitet, dass sich die eine oder die andere der horizontal hinziehenden Fasern während ihres Verlaufes teilt, wobei die Teilungsäste in der ursprünglichen Richtung weiterziehen.

Dann sind noch weitere Einzelheiten hinzuzufügen. Zunächst der Umstand, dass die horizontalen Fasern selten ganz gestreckt verlaufen, sondern in der Regel zackig erscheinen.

Die Zacken sind vorwiegend nach der Oberfläche hin gerichtet und liegen hauptsächlich an den Stellen, wo die gleich zu erwähnenden aufsteigenden Ästchen von den Fasern entspringen, die die Zacken auch offenbar durch ihren Ursprung veranlassen; dadurch gewinnt die Faser manchmal eine arkadenförmige Anordnung. — Dann fehlt es auch nicht an Varikositäten, wobei es sich weniger um rundliche, knötchenartige Anschwellungen handelt, wie sie an den Achsencylindern und Dendriten bei der Golgi'schen Methode vorkommen, sondern um mehr spindelförmige, unregelmässige, oder, sofern sie an der Abgangsstelle der aufsteigenden Äste liegen, dreieckige Anschwellungen. An den Stellen, wo die horizontalen Fasern mit den Haarzellen in Berührung treten, schliessen sich die Varikositäten in ihrer Form häufig an die des abgerundeten unteren Endes derselben an, d. h. sie zeigen nach oben hin eine konkave Form, wodurch natürlich die Anlagerung der Fasern an die Zellen noch inniger wird. Doch ist hier gleich davor zu warnen, in diesen von der Form der Haarzellen etwas beeinflussten Varikositäten etwa napfartige oder schalenförmige Bildungen für die Zellen oder dergl. zu erblicken. Eine solche Ausdrucksweise würde irrige Vorstellungen von den Verhältnissen erwecken, die ja ganz einfach liegen. Die Fasern laufen einfach unter den Zellen eng angedrückt an sie, dahin, daher sie denn auch in der Anordnung ihrer Varikositäten eine Spur dieses Kontaktes tragen müssen. Eine kelchartige Ausbreitung des ungeteilten Achsenzylinders um die Haarzellen herum, wie sie Kaiser behauptet, muss ich nach meinen Präparaten durchaus in Abrede stellen.

Ab und zu kommt es, wie auch Retzius bemerkt, vor, dass die intraepitheliale Stammfaser schon kurz bevor sie die Haarzellengrenze erreicht hätte, sich in zwei Äste spaltet, die sich dann sofort, trichterförmig auseinanderweichend, zu den Haarzellen begeben, um je für sich eine besondere horizontale Verästelung zu bilden.

Hiermit ist aber die Beschreibung des Endbäumchen der

Hörnervenfasern noch nicht erschöpft. Eine physiologisch wichtige Einrichtung bleibt noch zu erwähnen. Sie besteht darin, dass die geschilderten horizontalen Fasern während ihres Verlaufs unter den Haarzellen von Stelle zu Stelle vertikale, vorwiegend aufsteigende Äste aus sich hervorgehen lassen. Diese entspringen an den erwähnten zackig emporgezogenen Stellen der Horizontalfasern, gewöhnlich mit einer kleinen Verdickung, und steigen an den Haarzellen senkrecht nach der Oberfläche hin empor. Sie sind an deren Seitenflächen eng angelötet, und beschreiben manchmal wegen dieser Anlötung unten, wo das abgerundete untere Zellenende in die senkrechten Seitenwände übergeht, entsprechende kleine Bogen. Die Ästchen sind in der Regel ziemlich gestreckt, von streng senkrechtem Verlauf, manchmal glatt, häufiger aber mit kleinen Varikositäten versehen, in der Regel ungeteilt, nur ab und zu bemerkt man an ihnen unweit von ihrem Ende Teilungen oder kurze variköse Nebenzweigchen. Stets endigen sie frei, zugespitzt oder zu einem kleinen Knötchen verdickt, in Berührung mit der Oberfläche der Zelle. Die Höhe, bis zu der sie sich emporziehen, wechselt; manche hören bald auf, andere steigen bis in die Nähe der Oberfläche empor; die Mehrzahl findet wohl schon unterhalb der Mitte der Zellenhöhe ihr Ende. In keinem einzigen Falle sah ich sie an den Cristae und Maculae acusticae bis direkt zur Oberfläche hinaufreichen, ein Umstand, der insofern physiologisches Interesse beanspruchen darf, als daraus der Schluss gezogen werden kann, dass die Erschütterungen der Endolymphe nie direkt auf die Faserspitzen einwirken. Meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denen von Retzius überein (s. namentlich dessen Figuren auf Taf. XI a. a. O.), stehen aber in Widerspruch mit denen Niemack's (a. a. O. p. 220), der beim Frosche mit der Methylenblaumethode einzelne Fasern hart an der Oberfläche mit einer Anschwellung endigen sah. Nun möchte ich von vornherein Bedenken aussprechen, ob sich diese minutiöse Frage

mit der Methylenblaumethode, die ja die Anfertigung tadelloser Schnitte nicht erlaubt, sicher entscheiden lässt.

Was nun die Zahl dieser aufsteigenden Ästchen betrifft, so erscheinen sie selbst an Stellen, wo die intraepithelialen Fasern reichlich geschwärzt sind, nicht gerade zahlreich. Fig. 2 giebt von ihrer Zahl eine Vorstellung. Es scheint durchaus nicht jede Zelle mit solchen seitlich an ihr emporklimmenden Ästen ausgestattet zu sein; nie habe ich mehr als 2—3 Fasern an je einer Zelle wahrgenommen. Nun wäre es ja immerhin möglich, dass ihre Zahl in der Folge, mit dem weiter fortschreitenden Wachstum noch zunimmt, doch bezweifle ich von vornherein, dass es jemals zu einer förmlichen Umstrickung, zu einer dichten korbartigen Umflechtung der Haarzellen durch derartige Fibrillen kommt.

Bei weitem spärlicher als die geschilderten, treten uns an den horizontalen Fasern noch absteigende Äste entgegen. Hat sich das ganze intraepitheliale Fasersystem ausgiebig imprägniert, so wird man nicht leicht entscheiden können, ob die aus dem horizontalen Geflecht herabziehenden und unten anscheinend frei endigenden Äste wirklich solchen und nicht etwa den intraepithelialen Stücken der mangelhaft geschwärzten in das Epithel eintretenden Stammfasern entsprechen. Den ganz bestimmten Beweis ihrer Existenz erhält man aus Stellen, wo sich nur einzelne Acusticusfasern mit ihren interepithelialen Verästelung isoliert geschwärzt hatten. Die absteigenden Äste sind nun, wie gesagt, sehr spärlich; sie ziehen senkrecht zwischen den Stützzellen herunter und hören oft schon vor der unteren Epithelgrenze plötzlich auf; in anderen Fällen erreichen sie letztere und endigen dann in der Weise, dass sie sich der Basis einer Stützzelle hakenförmig umgebogen, oder mit einem Knöpfchen versehen, anlegen. Die physiologische Deutung dieser Ästchen ist nicht leicht; die einzige Möglichkeit, ihr Vorhandensein zu erklären, wäre vielleicht die Annahme, dass auch die sog. Stützzellen einen geringen Bruchteil des Reizes als Erregung in sich auf-

zunehmen und von ihrem freien Ende nach ihrer Basis hin fortzupflanzen befähigt sind, wobei dann die Übertragung dieser Erregung auf die Nervenenden durch Vermittelung der fraglichen absteigenden Zweigchen erfolgen würde.

Die geschilderte Verästelungsweise des Hörnerven tritt mit grösster Klarheit an Stellen zu Tage, wo sich die bekannte, bisher noch unerklärt dastehende eklektive Eigenart der Golgi'schen Methode, die sie bekanntlich mit der Methylenblaufärbung teilt, geltend gemacht, d. h. wo sich von den vielen Fasern, die in das Epithel eindringen, zufällig nur einige, dann aber mitsamt ihrer Endverästelung, isoliert, wie alleinstehende Bäume imprägniert hatten. Solche Stellen sind in den beiden Figuren 3 und 4 wiedergegeben. Sie gewähren ausserordentlich klare Anschauungen; auf der hell-gelben Unterlage des ganz durchsichtig gewordenen Epithels tritt das Endbäumchen der Acusticusfaser in seiner Gesamtheit mit der grössten Schärfe in die Erscheinung, und man kann den einzelnen Teilungsästen leicht bis in ihre feinsten Endspitzen folgen und sich bestimmt überzeugen, dass alle Zweige mit feinen Enden aufhören, ohne sich miteinander oder mit den Endzweigen benachbarter Fasern anastomotisch zu verbinden. Sobald sich nur zwei oder mehr Fasern mit den dazugehörigen Verzweigungen unmittelbar nebeneinander schwärzten, werden die Verhältnisse in dieser Hinsicht unklar, man kann den einzelnen Zweigen nicht mehr so genau in ihren Verflechtungen nachgehen, die Äste scheinen stellenweise miteinander zu verschmelzen und der unerfahrene Beobachter könnte leicht zur Annahme einer wirklichen netzartigen Verbindung verleitet werden, die nicht besteht. Aber noch eine zweite Bedingung ist meiner Erfahrung nach erforderlich, um von dem Verästelungstypus, namentlich von der so streng flächenhaften Ausbreitung der ersten Teilungsäste, eine richtige Vorstellung zu gewinnen: nur solche Stellen dürfen beim Studium berücksichtigt werden, wo das Epithel genau senkrecht

getroffen ist. Sobald das Messer das Epithel etwas schief durchsetzt hat, erhält man keine exakte Seitenansicht mehr, sondern mehr eine schiefe Flächenanschauung von der Faserverästelung und damit ein nicht ganz zutreffendes Bild von dem Typus derselben; statt in der geschilderten so sehr regelmässigen Form, präsentiert sie sich nämlich jetzt als unregelmässiges büschelartiges Endbäumchen. Die geringste Verschiebung der Schnittrichtung verhindert einen richtigen Einblick in die Verhältnisse.

Vollends ein Ding der Unmöglichkeit ist die isolierte Verfolgung der Endfasern an Stellen der Maculae oder Cristae, wo sich die Golgi'sche Reaktion an den Nervenfasern in üppiger Weise eingestellt hat. Wenn indes solche Bilder speziell für diese Zwecke nicht taugen, so gewähren sie in einer anderen Richtung lehrreiche Anschauungen: sie zeigen uns, wie sich der Nervenapparat des Sinnesepithels topographisch, in seiner Gesamtheit verhält. Wir erkennen daran, dass sich alle die horizontalen Äste, in die sich die intraepithelialen Fasern aufsplittern, im Niveau des unteren Endes der Haarzellen zu einem schmalen aber dichten gitterartigen Geflecht verfilzen, worin natürlich rundliche Löcher für die hindurchgesteckten Stützzellen ausgespart sein müssen, während die Haarzellen auf diesem Sieb direkt wie auf einer Unterlage dicht gedrängt in Reih und Glied nebeneinanderstehen. Ist der Schnitt etwas dicker ausgefallen oder absichtlich so gemacht, so erscheint dieses intraepitheliale horizontale Geflecht als ein schmaler, intensiv schwarzer Streifen, der das Epithel etwas über der Grenze seines unteren Drittels als eine zusammenhängende, überall gleichbreite Schichte, den Netzhautschichten vergleichbar, durchsetzt. An der unteren Fläche empfängt der Streifen massenhaft die in das Epithel eintretenden Fasern, auf der oberen Seite giebt er, schon in bedeutend geringerer Zahl, die gegen die Oberfläche aufsteigenden Ästen ab. Von einer inneren Struktur

nimmt man daran zunächst nichts wahr; der mit den Verhältnissen nicht schon von anderen Bildern her vertraute Beobachter könnte auf den ersten Blick versucht sein, das ganze für eine ungeformte Niederschlagsmasse zu halten. Erst wenn man die Schnitte absichtlich etwas dünner anlegt oder wenn sich nur ein Teil der an dem Plexus beteiligten Elemente gefärbt hatte, präsentiert sich der schmale Streifen als das, was er ist, nämlich als ein Gewirr von zahlreichen feinen varikösen horizontalen Fäserchen.

Ist man auf die Anwesenheit dieses dichten Gitterfilzes schon von den so prägnanten Golgi'schen Bildern her vorbereitet, so fällt es einem nicht schwer, seine Spuren auch an Präparaten des Maculaepithels, die mit anderen Färbungsmethoden behandelt oder ungefärbt sind, nachzuweisen. So markiert sich das Geflecht sehr deutlich an solchen Stellen Golgi'scher Präparate, wo die Imprägnation in der Macula unterblieben ist, also nur die Einwirkung der Osmio-bichromlösung in Betracht kommt, und zwar stellt sie sich in Form einer aus stark lichtbrechenden Körnchen bestehenden Lage, einer förmlichen „Punktsubstanz" dar, in die die Haarzellen mit ihren basalen Teilen eingeschlossen sind. Die Körnchen — es sind das dieselben Bildungen, die in Niemack's und Kaiser's Darstellung eine so grosse Rolle spielen — entsprechen nun ohne Frage teils den optischen Querschnitten, teils und zwar hauptsächlich den Varikositäten der unter den Haarzellen hinziehenden horizontalen Fasern. Der Vergleich der Golgi'schen Präparate mit den Osmiumbildern zeigt uns deutlich den enormen Fortschritt, den die mit der ersteren erzielbaren Anschauungen gegenüber dem, was früher erreicht werden konnte, darstellen.

Das beschriebene intraepitheliale Geflecht repräsentiert, wie man aus Fig. 2 ohne weiteres erkennt, eine so scharf begrenzte wohlcharakterisierte und in ihrem Typus so gesetzmässige Bildung, dass es vielleicht gestattet ist, es in seiner Gesamt-

heit als eine besondere Schichte des Epithels einzuführen. In der That fordern solche Bilder, wie sie namentlich in Figur 2 vergegenwärtigt sind, zu einer derartigen Einteilung geradezu heraus. Eine neue Einsicht ist freilich mit der Aufstellung derartiger Schichten nicht verbunden, sie trägt aber gewiss zur Anschaulichkeit der Darstellung in willkommener Weise bei. Man hätte demgemäss im Epithel des Maculae und Cristae drei Schichten zu unterscheiden: 1. eine Haarzellenzone, worin wieder zwei Schichten auseinanderzuhalten wären, eine, die vom Hauptteil des Körpers der Haarzellen, und eine untere, die von ihren in gleicher Höhe in Reih und Glied stehenden rundlichen Kernen gebildet wird, 2. ein dem beschriebenen Nervenfilze entsprechendes Stratum plexiforme und 3. eine Stützzellenzone, die die unteren verbreiterten Abschnitte der Stützzellen umfasst und ihren Hauptcharakter von den gleichfalls in regelmässiger Anordnung nebeneinander aufgereihten elliptischen, mit der Längsachse senkrecht stehenden Kernen derselben erhält. Die Schichte 1 begreift natürlich auch die oberen, fadenartig verdünnten Teile der Stützzellen in sich.

Zum Schlusse, nachdem ich wohl alle Einzelheiten, die ich aus meinen Präparaten herauszulesen imstande war, angeführt habe, möchte ich mir erlauben, an die dargelegten Befunde einige physiologische Betrachtungen anzuknüpfen. Ich glaube, dass wir nun in der histologischen Analyse soweit gekommen sind, dass wir dies versuchen dürfen, ohne befürchten zu müssen, noch etwas unreife Früchte vom Baue der physiologischen Erkenntnis zu pflücken. So scheint mir zunächst aus der dargelegten Einrichtung, namentlich aus dem Umstande, dass die aufsteigenden Endfäserchen des N. acusticus nicht bis zur Oberfläche des Epithels hinausragen, mit ziemlicher Sicherheit der Schluss hervorzugehen, dass die Endspitzen der Hörnervenfasern nicht geeignet sind, die Bewegungen

der Endolymphe direkt als Erregung in sich aufzunehmen, sondern dass sie sie erst aus zweiter Hand, durch Vermittelung der Haarzellen empfangen können. Auf diese wirken wohl zunächst jene Reize ein, u. zw. offenbar in der Weise, dass sie deren innere freie Fläche und wohl noch ausgiebiger ihre in die Endolymphe eintauchenden Härchen in Vibrationen versetzen. Leztere wurzeln im Protoplasma der Haarzellen und teilen somit jene Stossbewegungen durch ihre Erschütterungen dem Körper der Haarzellen energisch mit. In diesen Zellen wird nun offenbar der Reiz in jene Form umgesetzt, die nunmehr geeignet ist, in den sich an die Haarzellen innig anschmiegenden Nervenfasern jenen rätselhaften molekularen oder chemischen Vorgang anzufachen, den wir Erregung nennen. Es muss also der ursprüngliche Reiz zuvörderst durch die Haarzellen in einer bestimmten Weise verarbeitet, den Fasern zugänglich gemacht, für sie gleichsam verdaut werden. Dadurch erscheinen uns die Haarzellen schon als kleine nervöse Apparate, als kleine fortsatzlose Nervenzellen in physiologischem Sinne, d. h. als Elemente, die vermöge einer bestimmten Anordnung, einer bestimmten Gleichgewichtslage ihrer Protoplasmateilchen zur Mitschwingung auf gewisse spezifische Reize hin befähigt sind. Diese uns vorderhand vollkommen unbekannte Anordnungsweise der Moleküle prägt sich ja schon histologisch in gewissen Merkmalen des Protoplasmas aus, so namentlich in der eigentümlichen Lichtbrechung und Färbung, in den scharfen Grenzen der betreffenden Zellen. Hier steht der feinsten Zellenforschung noch ein anregendes und dankbares Feld offen. Aus dem Umstande, dass die Hauptstelle des Kontaktes mit der Faser an der Basis der Zelle liegt, darf man schliessen, dass der Erregungsvorgang in der Haarzelle von der freien Fläche her gegen deren untersten Abschnitt fortgepflanzt wird, doch stellt die Basalfläche nicht die einzige Entladungsstelle dar, auch die Seitenflächen sind zur Abgabe der Erregung an die Fasern

befähigt, wie dies ja aus der Gegenwart der aufsteigenden Ästchen daran ohne weiteres hervorgeht. — Es mag hier nochmals besonders hervorgehoben werden, dass das Übergreifen der Erregung von der Zelle auf die Faserspitzen nicht durch direkte Verschmelzung letzterer mit dem Zellprotoplasma, sondern bloss durch eine innige, durch keine Zwischensubstanz gehinderte Berührung getragen wird. Wenn sich bei der Methylenblaubehandlung die Haarzellen nach Niemack's Zeugnis mit einem blauen Mantel umhüllen, so möchte ich dies keineswegs als den Ausdruck einer besonderen Zwischensubstanz um die Zelle herum auffassen, sondern — mit dem Vorbehalt der Möglichkeit, dass vielleicht bloss eine durch die unvollkommene Einwirkungsweise der Methylenblaulösung bedingte Erscheinung vorliege — in jener Erscheinung höchstens einen Anhaltspunkt dafür erblicken, dass die peripherischen Teile der Zellen chemisch oder physikalisch eine etwas andere Beschaffenheit besitzen, als deren centrale Partien.

Physiologisch verwertbar scheint mir zweitens die Thatsache, dass jede Acusticusfaser vermöge der intraepithelialen Teilungen zu einer grösseren Anzahl von Haarzellen in Beziehung tritt, dass stets ein ganzer Haarzellenkomplex je einer einzigen Nervenfaser subordiniert ist. So fliessen aus mehreren Sinneszellen die Erregungsströme in einen gemeinsamen Achsencylinder und eine einzige bipolare Ganglienzelle zusammen und werden wieder von dieser aus durch eine einzige Faser dem Centralorgan zugeführt. Hier angelangt spaltet sich freilich jene einheitliche Bahn in zahlreiche Zweigkanäle, zu nächst schon durch die von v. Kölliker[1]) nachgewiesenen Bifurkationen und Kollateralen, in grösserem Massstabe aber noch auf

[1]) A. v. Kölliker, Der feinere Bau des verlängerten Markes. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz., Jahrg. VI, 1891, p. 427. — S. auch: Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der V. Versamml. in München, 1891, p. 266.

dem Wege der fein aufgesplitterten Endbäumchen, in die die Acusticusfasern zwischen den Zellen der sogenannten Acusticuskerne zerfallen.

Ist aber, könnte man fragen, bei der dichten Verflechtung, die die Terminalfasern im Stratum plexiforme des Epithels miteinander eingehen, eine isolierte, abgeschlossene Leitung der von einer bestimmten Anzahl von Haarzellen empfangenen Reize überhaupt denkbar, muss nicht vielmehr durch dieses Geflecht, durch das innige Ineinandergreifen der Fäserchen darin, jede Selbständigkeit der Leitung aufgehoben werden und der Reiz, mag er auch nur auf eine einzige Haarzelle eingewirkt haben, sich innerhalb dieses Fasergewirrs stets über den ganzen Umfang der Nervenendstelle ausbreiten und so durch die Gesamtheit des zutretenden Nervenbündels centralwärts befördert werden? Unsere Stellung zu dieser Frage wird verschieden ausfallen, je nach der Auffassung, zu der wir uns in Betreff der Funktionsweise der Haarzellen bekennen. Der Reiz, der bei den Maculae und Cristae acusticae im Spiele ist, besteht offenbar in bestimmten wellenförmigen Schwingungen der Endolymphe. Diese Schwingungen können sich natürlich den physikalischen Gesetzen gemäss unmöglich nur auf einen Bruchteil der Flüssigkeitsmenge beschränken, sondern werden sich stets über deren ganze Masse gleichmässig fortpflanzen. So darf man von vorneherein sagen, dass jeder Reiz gleichzeitig alle Haarzellen einer Nervenendstelle treffen wird. Nun fragt sich aber, ob auch alle Haarzellen gleichmässig auf alle Schwingungsformen reagieren werden. Huldigt man der Ansicht, dass sie sich in dieser Beziehung alle wie eine physiologische Einheit verhalten, so wird die oben angeregte Frage geradezu gegenstandslos, indem ja eine isolierte Leitung von seiten der einzelnen Fasern ohnehin überflüssig erscheint. Bedeutung gewinnt die Frage erst, wenn wir uns auf den Boden der anderen, meiner Ansicht nach viel wahrscheinlicheren Hypothese stellen, d. h. annehmen, dass jeder durch die Endausbreitung einer

Acusticusfaser beherrschte Haarzellenkomplex nur für je eine bestimmte Reizform, etwa auf eine bestimmte Schwingungszahl, Amplitude u. s. w. abgestimmt ist, und von anderen Reizen unberührt bleibt. Bei der Annahme nun einer derartigen funktionellen Differenzierung der Haarzellen muss unsere Antwort auf die Frage, ob innerhalb des intraepithelialen Gittergeflechtes eine Übertragung der Erregung von einem Endbaum auf den anderen stattfinde, entschieden verneinend ausfallen, indem ja dadurch der ganze Zweck jener Arbeitsteilung der Haarzellenkomplexe vereitelt würde. Allein auch ohne Berücksichtigung derartiger physiologischer Überlegungen, müssen wir es schon vom rein histologischen Standpunkte aus bezweifeln, dass jene Endausbreitungen, wenn sie sich gegenseitig noch so ausgiebig verflechten, je etwas von der Erregung, die ihnen von den Haarzellen zur Weiterbeförderung übermittelt wurde, an einander abgeben. Es handelt sich nämlich hier um die Endbäumchen von wahren Achsencylindern; ich sehe wenigstens durchaus nicht ein, warum man, wie dies Cajal (a. a. O.) thut, im peripherischen Fortsatz der bipolaren Acusticuszellen, der ja ganz die histologischen Merkmale einer regelrechten Nervenfaser zeigt, einen protoplasmatischen Ausläufer erblicken soll. Nun zeigen uns aber alle neueren Erfahrungen über die feinere Organisation des Nervensystems, dass wenn eine Nerveneinheit auf die andere einwirken soll, dies nie in der Weise erfolgt, dass ihre Endbäumchen, d. h. die Erdarborisationen ihres Hauptausläufers ineinandergreifen, sondern stets derart, dass das Endbäumchen des Achsencylinders der einen Zelle zu den Dendriten der anderen Nerveneinheit in Beziehungen tritt oder direkt deren Zellkörper umfasst. Ein schönes Beispiel für ersteres Verhalten stellen die Verknüpfungen der Olfaktoriusfibrillen mit den Fortsätzen der grossen Pyramidenzellen des Riechlappens in den Glomeruli olfactorii, für letzeres die Einwirkungsweise der Fasern auf die Purkinje'schen Zellen

der Kleinhirnrinde in Form pericellulärer Körbe dar. Aus dem Umstande, dass die funktionellen Beziehungen der Nerveneinheiten untereinander wenigstens da, wo die Verhältnisse klar zu Tage liegen, wie in den beiden herangezogenen Beispielen, in keinem Falle durch die beiderseitigen Endbäumchen vermittelt werden, darf man vielleicht schliessen, dass letztere zu einer gegenseitigen Einwirkung überhaupt nicht fähig seien, und damit ist auch die Antwort auf die Frage, die wir uns oben gestellt hatten, gegeben.

II.

ZUR KENNTNIS

DES

RÜCKENMARKES DER ROCHEN.

Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel in den Monaten März und April des vorigen Jahres (1892) hatte ich unter anderem einigemal das Rückenmark von Raja asterias mit der Golgi'schen Methode behandelt. Die Exemplare, die ich dazu benützte, waren 6—10 cm lang, also noch nicht ganz ausgewachsene Tiere, aber auch nicht mehr eigentliche Entwickelungsformen, was ja schon daraus hervorgeht, dass die weisse Substanz des Rückenmarkes vollkommen markhaltig erschien. An den Präparaten zeigten sich nun viele Nervenzellen und Gliazellen vortrefflich imprägniert, dagegen war die Reaktion an den Längsfasern des Markmantels und namentlich an den in die graue Substanz eindringenden Kollateralen nur in unvollkommener Weise eingetreten, offenbar wegen der schon vorhandenen Markscheide; auch die hinteren Wurzeln hatten sich nur fragmentarisch geschwärzt, so dass während an den Zellen die wichtigsten Verhältnisse leicht klargelegt werden konnten, an den Fasern manche Punkte unerledigt bleiben mussten. Der Beginn des Sommersemesters und damit die Notwendigkeit meiner Rückkehr nach Basel setzte meinem Neapler Aufenthalte bald ein Ende und verhinderte mich daran, meine Erfahrungen durch Anfertigung neuer Präparate zu vervollständigen. Da nun hierzu auch in der nächsten Zeit keine Aussicht vorhanden ist und die erhaltenen Befunde an sich von Interesse sind, so möchte ich einstweilen das, was meine Präparate darbieten, beschreiben und durch einige Abbildungen veranschaulichen.

Ich sehe mich zur Veröffentlichung meiner Befunde, wie fragmentarisch sie auch seien, umsomehr veranlasst, weil das Rückenmark der Rochen bisher mit der Golgi'schen Methode nicht untersucht worden ist, ja auch in der früheren Periode, in der „vorgolgischen", wie man sie nennen kann, nur wenig Berücksichtigung fand. Wenn wir absehen von den kurzen hierauf bezüglichen Bemerkungen von Sanders [1]) und Rohon [2]), so kommen nur zwei einschlägige Arbeiten in Betracht: die von Stieda „Über den Bau des Rückenmarkes der Rochen und der Haie" aus dem Jahre 1873 [3]), und die im Jahre 1876 erschienene monographische Bearbeitung des Centralnervensystems der Plagiostomen von Viault [4]).

Stieda's Untersuchungen sind, soweit sie sich auf Rochen beziehen, an Torpedo, Raja und Trygon angestellt worden. Die Querschnittsform des Rückenmarkes, die Anordnung der grauen und weissen Substanz, sowie auch Form und Lage der grösseren Nervenzellen werden beschrieben; Stieda giebt diese Verhältnisse kurz, aber in den meisten Punkten richtig wieder, natürlich nur soweit die damals angewandten Methoden ihre Feststellung ermöglicht hatten.

Ausführlicher sind die Angaben Viault's und erstrecken sich auch auf die feineren Verhältnisse, indes geht der französische Forscher gerade in letzterer Beziehung vielfach weiter, als es die von ihm angewendeten Färbungsmethoden eigentlich gestatten würden, ein Vorwurf, der ja bekanntlich auch viele

1) A. Sanders, Contributions to the Anatomy of the Central Nervous System of Plagiostomata. Proceed. of Royal Society, Vol. XL, 1886, p. 10.

2) J. V. Rohon, Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschr. d. mathem.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. XXXVIII, 1877, p. 93.

3) Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. 23, 1873, p. 435.

4) Fr. Viault, Recherches histologiques sur la structure des Centres nerveux des Plagiostomes. Archives de Zoologie expérim. et générale, T. 5., 1876, p. 441.

andere Arbeiten über den feineren Bau des Nervensystems aus der vorgolgischen Zeit trifft. So werden die mitzuteilenden Befunde auch an Viault's Angaben nur wenig Anknüpfungspunkte haben.

Der Querschnitt des Rückenmarkes von Raja (Fig. 1) weicht von der Kreisform einerseits durch den beträchtlich stärkeren dorsoventralen Durchmesser, andererseits dadurch ab, dass die dorsale Hälfte des Markes von den Seiten her etwas eingeengt erscheint. Der breiteste Teil des Rückenmarkes liegt in der ventralen Hälfte; hier veranlassen die kräftigen Vorderhörner in Verbindung mit dem sich in einem bestimmten Gebiete der Oberfläche aufschichtenden Randplexus (s. weiter unten) starke Ausladungen des Seitenkonturs. Der Centralkanal liegt stark ventral vom Mittelpunkte des Querschnittes; er ist von ovaler Form mit sagittaler Längsachse.

Die Form der grauen Substanz ist von dem bekannten H-Typus und auch von dem Typus, den wir bei anderen Fischen sehen, nicht unbeträchtlich verschieden. Die plumpen, rundlichen Vorderhörner hängen in der Mitte durch ein etwas schmaleres querliegendes Verbindungsstück zusammen und bilden damit eine Figur, die an die eines Schmetterlings erinnert, sind aber von der dorsalen Hälfte der grauen Substanz durch die bis zur Mittellinie vordringenden Seitenstränge abgetrennt, allerdings unter Bildung einer Formatio reticularis, die auch zerstreute Nervenzellen enthalten kann. Der medialste, gleich hinter dem Centralkanal neben der Mittellinie befindliche Abschnitt der Seitenstränge zeichnet sich durch kompakte Beschaffenheit und vor allem durch besonders breite Nervenfasern aus; die Elemente dieses sich nach hinten keilförmig zuschärfenden Bündels („dorsales Grobfaserbündel") gehören nebst den im medialen Winkel und der Peripherie der Vorderstränge befindlichen Fasern („ventrales Grobfaserbündel") zu den stärksten Bestandteilen der weissen Substanz.

Noch ein bemerkenswertes Verhalten fällt ventral auf: die Fasern der vorderen Kommissur schliessen sich nicht, wie wir es bei Vögeln und Säugern gewohnt sind zu sehen, unmittelbar an die vordere Konkavität der grauen Substanz an, sondern entspringen etwas weiter ventral zu einem stärkeren Bündel vereinigt oder in mehrere gespalten ganz selbständig vom medialen Rand der Vorderhörner und ziehen isoliert quer oder auch bogenförmig mit nach vorn gewendeter Konvexität durch die Vorderstränge hindurch auf die andere Seite hinüber, gleich hinter der nicht sehr tief einschneidenden Längsfissur. Wir haben es mit jener Form der vorderen Kommissur zu thun, die Stieda, der Entdecker dieses Verhaltens, als Commissura transversa, Mauthner als Commissura accessoria bezeichnet hat. Die ausführlichsten Angaben über das Vorkommen dieser Bildung finden sich in dem soeben erschienenen II. Band der v. Kölliker'schen Gewebelehre[1]). Sie kommt auch, wie das schon Stieda seinerzeit nachwies, bei vielen, aber nicht bei allen Knochenfischen vor. v. Kölliker giebt sehr schöne Abbildungen davon bei dem Hecht (Fig. 425), der Forelle (Fig. 426) und dem Zitteraale (Fig. 430). Auch Viault beschreibt sie und bildet sie auch bei Trygon und Scyllium canicula ab, täuscht sich indes, wenn er sie aus gekreuzten Ursprungsfasern der vorderen Wurzeln ableitet. Sie hat mit diesen, wie vorweg bemerkt sein mag, nichts zu thun, geht vielmehr hauptsächlich aus der Kreuzung der Nervenfortsätze der Kommissurenzellen hervor. Nach einer Figur Cajal's scheint auch bei Lacerta agilis ein derartiges Verhalten zu bestehen.

Die Hinterhörner grenzen sich seitlich durch schief von der Mittellinie zur Eintrittsstelle der hinteren Wurzeln ziehende Linien ab. Ihre Trennung in der Mitte ist nur schwach angedeutet. Nur in der vordersten Abteilung des Gebietes, das

1) A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. II, Leipzig 1893, p. 168.

sonst vom Hinterstrang in Anspruch genommen wird, gewahren wir eine Anhäufung gedrängter Bündelchen; weiter hinten liegen die Fasern so spärlich und so zerstreut, dass wohl von einer etwas zerklüfteten, retikulären Beschaffenheit der Hinterhörner in ihrem medianen Gebiet, nicht aber von einem wohlentwickelten Hinterstrang die Rede sein kann. Nur ganz hinten, nach der Peripherie hin werden die Hinterhörner von einem schmalen Saum weisser Substanz umfasst, der aus äusserst feinen, marklosen, locker angeordneten Nervenfasern besteht und seiner Lage und seinem Aussehen nach etwa der „Randzone" des Rückenmarkes der höheren Vertebraten entsprechen würde. Eine hintere „Längsfissur" besteht hier ebensowenig wie bei anderen Wirbeltieren, wohl aber ein seichter Sulcus longitudinalis posterior, sowie ein von den hintersten Ependymzellen gebildetes Septum posterius.

Die vorderen Wurzeln treten nach büschelförmigem Ursprung als kräftige Bündel vom medialen Winkel der Vorderhörner ab und ziehen bogenförmig nach aussen, um das Rückenmark an seiner antero-lateralen Grenze zu verlassen; die Golgischen Präparate ergeben auf das Bestimmteste, dass sie alle aus den Vorderhornzellen derselben Seite entspringen. Die hinteren Wurzeln senken sich von der Seite her in die Hinterhörner ein, laufen ein Stück quer einwärts, um aber bald schwach trichterförmig auseinanderzuweichen. Ihr weiteres Verhalten konnte leider nicht befriedigend ermittelt werden, nur an den dorsalsten Fasern liess sich an Golgipräparaten nachweisen, dass sie sich etwas rückwärts krümmen und unter Abgabe mehrerer Kollateralen Teilungen unterliegen. Diese Kollateraläste, die teils vor, teils nach den Faserteilungen entspringen, wenden sich nach hinten, und veranlassen durch ihre reiche Verzweigung und Verflechtung im Gebiet hinter der Eintrittsstelle der Wurzel (etwa der Rolando'schen Substanz entsprechend) ein dichtes Fasergewirr.

Die im Vorstehenden mitgeteilten topographischen Verhältnisse wurden hauptsächlich an gewöhnlichen Färbepräparaten festgestellt. Wenden wir uns nun zu den Golgi'schen Präparaten. Sie sind unerlässlich, um über Form und Verästelungsweise der Nervenzellen richtige Vorstellungen zu gewinnen. Die Nervenzellen des Rochenrückenmarks scheinen der Imprägnation besonders zugänglich zu sein und gewähren, wenn gelungen geschwärzt, äusserst zierliche Bilder.

Am meisten fallen die grossen Ursprungselemente der vorderen Wurzeln, die motorischen Vorderhornzellen auf. Sie zeichnen sich durch auffallende Grösse, noch mehr aber durch üppige, weit ausgebreitete Verästelung, sowie auch durch ihre eigentümliche Gestalt aus, indem sie auffallend schmal, zu langen Spindeln ausgezogen sind. Sie stehen dabei mehr oder weniger sagittal neben einander und nehmen die ganze Breite der Vorderhörner in Anspruch, allerdings in lockerer Anordnung, so dass (an Färbepräparaten) selten mehr als 6—8 in einem Vorderhorn erscheinen. Der Zellkörper ist bei den meisten glatt; die beiden Pole, der vordere und der hintere, verlängern sich in einen oder mehrere derbe protoplasmatische Stämme; diese dienen erst den Dendriten zum Ursprunge. Der derbe Nervenfortsatz entspringt am vorderen Pol, manchmal erst recht weit vom eigentlichen Zellleib. Er ist vollkommen glatt und zieht ohne Schlängelungen recht stramm in der Bahn der vorderen Wurzeln aus dem Marke hinaus. Kollateraläste, wie sie beim Menschen und Säugern nach Golgi's Entdeckung, die ich unlängst vollauf bestätigen konnte, so häufig vorkommen, sind mir hier kein einzigesmal begegnet.

Im einzelnen zeigen die motorischen Zellen je nachdem sie mehr medial oder lateral liegen, in Form und Stellung gewisse Verschiedenheiten.

Die medialsten (Fig. 1*a*) haben die Besonderheit, dass ihr Körper sich nach dem Centralkanale hin in einen plumpen,

breiten Vorsprung vorbuchtet, der sich manchmal mit einer glatten, geraden Fläche direkt an das Ependym anschmiegt. Die aus den beiden Polen entspringenden Dendritenstämme krümmen

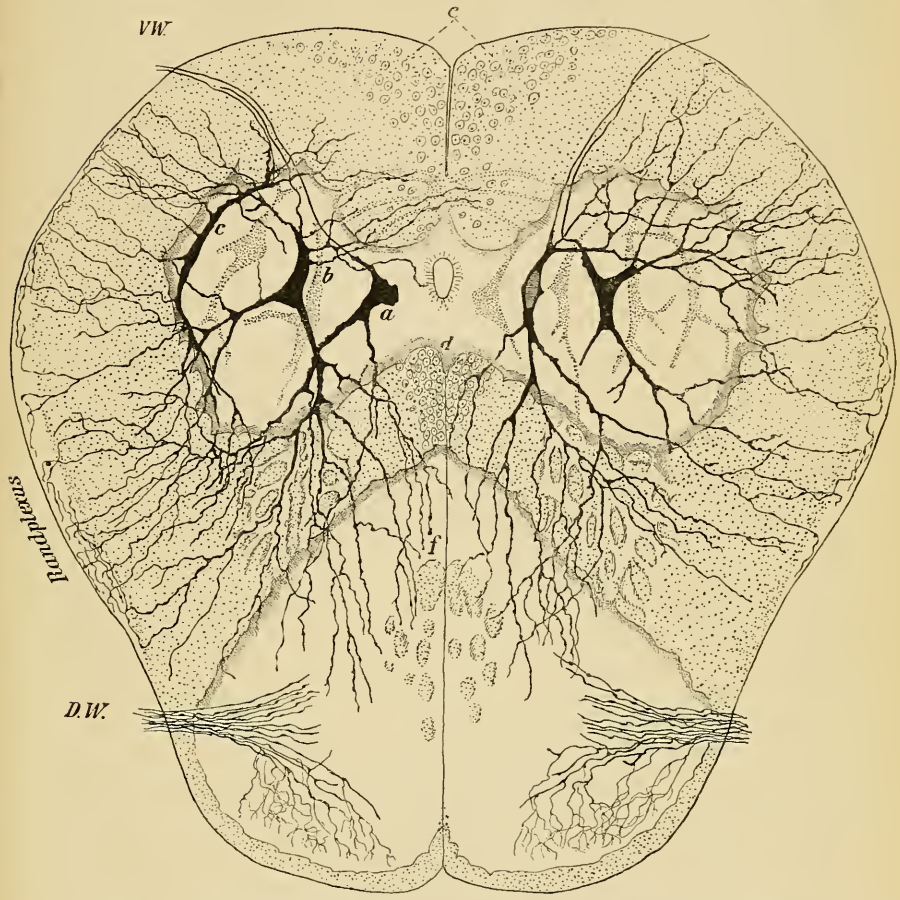


Fig. 1. Querschnitt des Rückenmarkes von Raja asterias. *V. W.* = ventrale Wurzel; *D. W.* = dorsale Wurzel; *a* = mediale, *b* = mittlere, *c* = laterale motorische Zellen; *e* = ventrales, *d* = dorsales Grobfaserbündel; *f* = Andeutung eines Hinterstranges.

sich bogenförmig nach aussen und laufen dabei ungefähr dem vorderen und hinteren Rand des Vorderhorns entsprechend oder wenigstens in dessen Nähe und mehr oder weniger parallel

damit; sie bilden dadurch mit ihrer Zelle einen weiten Bogen, der das Vorderhorn umkreist; der Zellkörper selbst ist oft von dieser Biegung beeinflusst, d. h. er nimmt als Scheitel des Bogens eine entsprechende Krümmung an. Von den Dendritenstämmen lösen sich an ihrer konvexen Seite successiv die Dendriten ab, die sofort in die weisse Substanz hinausstrahlen. Dadurch erschöpfen sich die Stämme mehr und mehr; sie endigen schliesslich in der Weise, dass auch sie selbst sich innerhalb der weissen Substanz in einige Dendriten aufzweigen.

Die etwas mehr lateral, ungefähr in der Mitte der Vorderhörner gelegenen Zellen (Fig. 1*b*) sind von der erwähnten Krümmung frei, obgleich ihre beiden Spitzenfortsätze gleichfalls in weitem Bogen nach aussen gerichtet sind; auch fehlt jener mediale Vorsprung, der Zellkörper erscheint streng spindelförmig. Auch diese Zellen haben ihr besonderes Merkmal: etwa in der Mitte ihrer lateralen Fläche entsenden sie häufig einen derben Fortsatz, der quer oder etwas schief durch das Vorderhorn hindurch nach aussen schreitet. Schon während seines Verlaufes durch das Vorderhorn giebt er nach beiden Seiten hin spitzwinkelig nach aussen abgehende derbe Äste ab, seine eigentliche Endverzweigung geht aber erst vor sich, nachdem er die weisse Substanz erreicht hat.

Die lateral folgenden Zellen lassen mehr und mehr eine etwas veränderte Stellung erkennen, indem sie je mehr lateral, desto mehr mit ihrem vorderen Ende etwas nach innen gerichtet sind, doch ist diese Schiefstellung noch immer nicht so stark, dass man den Ausdruck sagittal vermeiden müsste. Recht eigentlich schief gestellt finden wir erst die zu äusserst gelegenen (Fig. 1c) Zellen. Diese schliessen sich ganz an die antero-laterale Konturlinie der Vorderhörner an und zeigen dementsprechend eine starke Krümmung mit medialer Konkavität; sie sind auffallend schmal, die vordere Spitze des Zellkörpers reicht bis zur Austrittstelle der vorderen Wurzel aus der grauen

Substanz hin. Die Spitzenfortsätze wenden sich im Gegensatze zu dem Verhalten der medialen und mittleren Zellen bogenförmig nach innen und folgen dabei gleichfalls dem Rande der Vorderhörner, sind aber in der Regel kleiner und schwächer als die der anderen Zellen, was sich daraus erklärt, dass sie nur spärlichen Dendriten zum Ursprunge dienen. Denn die Mehrzahl der Dendriten entspringt hier direkt vom Zellkörper, an seiner lateralen, der weissen Substanz zugewendeten Seite, während die mediale Fläche ganz glatt ist. Durch dieses Verhalten, sowie auch durch ihre schmale, stabartige Beschaffenheit gewinnen diese motorischen Zellen ein sehr charakteristisches Aussehen. Ganz ähnliche Zellen, in Lage, Form und Art der Verästelung, beschreibt und zeichnet R. Burckhardt[1]) bei Protopterus; auch v. Kölliker (a. a. O. Fig. 429) giebt davon bei demselben Tiere eine schöne Abbildung. Ein Blick auf Fig. 1 ergiebt, dass die schiefe Lage der lateralen Vorderhornzellen durch ihre Beziehung zur vorderen Wurzel veranlasst ist; nach der Stelle hin, wo diese die graue Substanz verlässt, konvergieren sie mit ihrem vorderen, den Nervenfortsatz entsendenden Pol.

Betrachten wir nun das Verhalten der Dendriten etwas genauer. Wie geschildert, entspringen sie mit Ausnahme derjenigen der lateralsten Zellen nicht unmittelbar vom Zellkörper, sondern von starken protoplasmatischen Stammfortsätzen, die hauptsächlich an der Grenze der weissen Substanz hinziehen; sie lösen sich davon teils als Seitenäste ab, teils auch gehen sie aus deren direkter Endaufsplitterung hervor. Vor allem ergiebt sich also das bemerkenswerte Verhalten, dass das eigentliche Ausbreitungsgebiet der Dendriten die weisse Substanz ist; die graue ist hauptsächlich für die Zellkörper und ihre derberen

1) R. Burckhardt, Das Centralnervensystem von Protopterus, Berl. 1892, p. 10. Tafel IV. Fig. 30 u. 31.

Stämme reserviert. Von der Grenze der weissen Substanz an zerfallen nun die Dendriten durch wiederholte spitzwinkelige Teilungen in förmliche Büschel, die nach der Peripherie hinstrahlen. Sie sind im allgemeinen glatter als bei Säugern und Vögeln, doch entbehren sie auch hier nicht der Varikositäten, so dass der glatte Nervenfortsatz schon hierdurch leicht von ihnen zu unterscheiden ist. Ihr Verlauf ist ein unregelmässig geschlängelter; sie winden sich in mannigfaltiger Weise zwischen den Längsfasern der weissen Substanz hindurch, kreuzen sich vielfach und durchspinnen die weissen Stränge mit einem reichhaltigen protoplasmatischen Flechtwerk. An Färbepräparaten kommt natürlich von diesem Dendritengewirr nur wenig zum Ausdruck; das einzige, was auf das merkwürdige Verhalten der Dendriten hindeutet, ist der Umstand, dass die Vorderhörner gegen die Vorder-Seitenstränge nicht durch glatte Linien abgegrenzt sind, sondern nach der weissen Substanz hin in zahlreiche derbe radiäre Fortsätze ausstrahlen.

Man kann die Dendriten der motorischen Zellen ihrer Lage nach in drei Gruppen teilen; allerdings sind diese von sehr verschiedener Mächtigkeit. Sehr spärlich sind beim Rochen die Dendriten, die nach der vorderen Kommissur hinstreben, um teils in ihrer Nähe, teils in ihr selbst, teils auch nach ihrer Durchsetzung unter Bildung einer „protoplasmatischen Kommissur", wie sie Cajal[1]), v. Kölliker[2]), Van Gehuchten[3]) und Cl. Sala[4]) bei Säugern, Vögeln, Reptilien und Amphibien nach-

[1]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobra la estructura de la médula espinal de los mamiferos. Barcelona 1890, p. 3. — Derselbe: Pequeñas comunicaciones anatómicas: La médula espinal de los reptiles. Barcelona, 1891, p. 45.

[2]) A. v. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: das Rückenmark. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LI, 1891, p. 31.

[3]) A. Van Gehuchten, La Structure des Centres Nervaux. Cellule, T. VII, 1891, p. 85.

[4]) Cl. Sala, Estructura de la Médula espinal de los Batracios. Barcelona, 1892, p. 14.

gewiesen haben, im Vorderstrang der anderen Seite zu endigen. Diese Dendritenkommissur ist aber hier recht schwach; sie erreicht bei weitem nicht die ansehnliche Entwickelung, die sie etwa bei Reptilien zeigt.

Viel zahlreicher sind die Dendriten, die aus den hinteren Stammfortsätzen der Zellen hervorgehend, sagittal nach hinten hinströmen, den medialen retikulären Teil der Seitenstränge reichlich durchflechten und vielfach auch in die Hinterhörner hineinragen, um sich darin, namentlich in der Gegend der Hinterwurzeln, pinselförmig aufzusplittern. Durch ihre Beziehungen zu den sensibeln Wurzeln stellen sich diese Dendriten als „Reflexdendriten" dar; denn sie sind es wohl, die die Erregungen aus den sensibeln Wurzelfasern direkt aufnehmen, um sie nach ihren Stämmen und ihrem Zellkörper hin fortzuleiten, wo die Erregungen reflektorisch in Bewegungsimpulse umgesetzt werden.

Aber beide Dendritenkategorien treten beträchtlich zurück gegen die dritte Gruppe: gegen diejenigen die nach aussen hinstrahlen um sich im lateralen Teil der Vorderstränge und namentlich in dem ganzen Gebiet der Seitenstränge geflechtartig angeordnet bis zur Oberfläche des Markes fortzuspinnen. Merkwürdig ist ihr Verhalten an der Peripherie. Viele erreichen nämlich nicht nur die äusserste Schichte des Markes, sondern biegen hier sogar in die tangentiale Richtung um, um eine kurze Strecke parallel mit der Oberfläche in allen Richtungen, hauptsächlich aber in der Querebene nach vorn und hinten zu laufen. So entsteht am äussersten Rand der Seitenstränge ähnlich wie bei Lacerta (R. y Cajal) und Rana (Lawdowsky, Cl. Sala) ein feines protoplasmatisches Gewirr, ein „cirkummedulläres Geflecht". Untersucht man daraufhin das Rückenmark der Rochen an Färbepräparaten — meine Erfahrungen beziehen sich auf Hämatoxylinfärbungen, — so fällt es nicht schwer, den Randplexus auch hier als besondere Lage zu erkennen, er stellt sich als eine feinkörnige, opake Zone dar,

die der markhaltigen Fasern vollkommen entbehrt und das weisse Marklager der Seitenstränge als schmaler, scharf abgegrenzter Saum umfasst. Die Schichte ist etwa in der Mitte des Seitenstranges am breitesten und verdünnt sich allmählich bis zum Verschwinden nach dem Vorderstrang und dem Hinterhorn hin. Veranschaulicht man sich das Rückenmark als Ganzes, so wird sich die auf dem Querschnitte sichelförmige Randzone in Form von zwei Längsstreifen darstellen, die das Mark seitlich der Länge nach einfassen.

Dieser laterale Dendritenplexus ist nun gewiss in hohem Masse geeignet, unsere Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, umsomehr, da wir es nicht mit einer nur dem Rochen zukommenden Erscheinung zu thun haben, sondern mit einem Strukturverhältnis, das auch bei gewissen anderen Vertebraten genau in der hier beschriebenen Form wiederkehrt. Zuerst beschrieben und bildlich dargestellt wurde das Geflecht von R. y Cajal bei Lacerta[1]; etwa gleichzeitig mit Cajal hat es auch Lawdowsky[2] beim Frosche freilich in etwas unvollkommener Weise abgebildet, doch ist die Beschreibung, die der russische Histologe davon im Text (p. 297) giebt, ganz verfehlt, indem er den Plexus, der ja schon an der Figur unverkennbar aus den Dendriten der motorischen Zellen hervorgeht, aus Nervenfasern bestehen lässt, „die mit Nervenzellenfortsätzen in Verbindung sind und zu den longitudinalen, in die Kollateralen übergehenden Fasern gehören". Am ausführlichsten geht auf das Geflecht Cl. Sala in seiner schönen, leider nur in spanischer Sprache erschienenen Arbeit über das Amphibienrückenmark[3] ein. v. Kölliker[4] hat allen diesen Angaben unlängst eingehende Beachtung geschenkt.

[1] S. R. y Cajal, Pequeñas comunicaciones etc. p. 46.

[2] M. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarkes. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 38, 1891, p. 264.

[3] Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios, p. 13.

[4] A. v. Kölliker, Gewebelehre, Bd. II, 1893, p. 188 u. 190.

Überall, wo das Randgeflecht vorhanden ist, scheint es sich auf den Seitenstrang und den hintersten Teil des Vorderstranges zu beschränken und eine gleiche Lage einzunehmen. Es handelt sich um eine typische Bildung, die gewiss auch ihre morphologische und physiologische Bedeutung hat. Nach der morphologischen Seite hin hängt sie meiner Auffassung nach mit der fast gesetzmässig nachweisbaren Thatsache zusammen, dass die Nervenzellen des Rückenmarkes im Verhältnis zum Gesammtquerschnitt je mehr wir in der Reihe der Wirbeltiere herabsteigen, desto grösser, imposanter werden. Darauf beruhen die Verschiedenheiten in den Beziehungen der Dendriten zur weissen Substanz.

Im Rückenmark des Menschen finden, wie ich das mit der Golgi'schen Methode nachgewiesen habe[1]), „die meisten Zellen mitsamt ihrer ganzen Verästelung in der grauen Substanz Platz und nur hin und wieder gewahrt man eine Anzahl protoplasmatischer Endspitzen dem von Golgi, v. Kölliker, Cajal und anderen beschriebenen Verhalten gemäss in die weisse Substanz hineinragen; die vordere Kommissur entbehrt in der Regel vollkommen der Dendriten". Schon bei den anderen Säugern, namentlich den kleineren Formen, sieht man die Dendriten und vor allem die der motorischen Vorderhornzellen in grosser Fülle in die weisse Substanz hineinströmen, die vordere Kommissur als „Dendritenkommissur" in dichten Büscheln durchsetzen[2]); indes erreichen sie nur selten die Oberfläche des Markes und man kann noch immer sagen, dass das Hauptverästelungsgebiet der protoplasmatischen Ausläufer die graue Substanz ist. Bei den Reptilien und Amphibien aber ist der

[1]) M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1893, p. 63.

[2]) S. namentlich Fig. 1 der Cajal'schen Arbeit: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamiferos. Barcelona, 1890, sowie Fig. 2 Tafel 1 der Arbeit Van Gehuchten's: La structure des centres neveux, etc. Cellule, T. VII, 1891.

Umfang des Rückenmarkes der Mächtigkeit der Ausstrahlung der Vorderwurzelzellen schon so wenig gewachsen, dass ihre Dendriten nunmehr nur dadurch innerhalb der Grenzen des Markes untergebracht werden können, dass sie sich draussen unter der Pia mater mit ihren Endspitzen umkrümmen und eine Strecke auf der Oberfläche dahinziehen: dies der Entstehungsgrund jenes Flechtwerkes. Bei den Knochenfischen scheint, soweit man aus den noch unten zu besprechenden Retzius'schen Befunden am Lachse schliessen darf, wieder eine kleine Reduktion der Dendriten eingetreten zu sein. Sehr beträchtlich ist aber wieder das Missverhältnis bei den Cyclostomen; ja es ist so stark, dass die Umlenkung der Dendritenenden gar nicht mehr genügen könnte, um jene räumlichen Schwierigkeiten zu beseitigen; wir sehen hier die noch beim Rochen so streng ausgesprochene radiäre Richtung der Dendriten aufgegeben, sie durchziehen nunmehr die weisse Substanz in allen Richtungen in weiten Schlängelungen und erzeugen dadurch in deren ganzer Ausdehnung ein gleichmässig dichtes Geflecht. Ein eigentlicher cirkummedullärer Plexus kommt hier nicht zu stande.

Die Bedeutung der geschilderten Einrichtung nach der physiologischen Seite hin ist schon von Cajal in seinem Reptilienaufsatz ins Auge gefasst worden, wozu der spanische Forscher umsomehr Veranlassung fand, als das Hinausdringen der Dendriten in zellenlose Gebiete des Markes schon von Golgi als ein Beweis für die lediglich nutritive Natur dieser Fortsätze hingestellt wurde, für eine Auffassung also, die Cajal stets energisch bestritten hat. Cajal stellte dort zunächst die Hypothesen auf, dass jener Randplexus die Bestimmung habe, die in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes gelegenen Nervenzellen durch Verfilzung ihrer Dendriten miteinander in funktionellen Zusammenhang zu bringen. Indes wies Cajal schon an jener Stelle auf eine zweite Möglichkeit der Einschaltungsweise jener weithinaus flatternden Dendriten in den nervösen Mecha-

nismus hin, indem er darauf aufmerksam machte, dass sie während des Hinausströmens die Anfangsteile der Kollateralen, die von den Längsfasern der Stränge in die Vorderhörner eindringen, umflechten, wodurch eine nervöse Übertragung zwischen Kollateralen und Dendriten umsomehr ermöglicht wird, als die Kollateralen bei Reptilien nach Cajal alle oder fast alle einer Markscheide entbehren. Schon hier sehen wir also, dass Cajal von dem Gedanken beherrscht wird, dass im allgemeinen die Einrichtung, durch die die Nervenzellen oder richtiger Nerveneinheiten aufeinander einwirken, nicht in der gegenseitigen Verflechtung ihrer Dendriten gegeben zu sein scheint, sondern dass zu einer solchen physiologischen Verknüpfung, vermöge einer gewissen Polarität der beiden Ausläuferkategorien Zellkörper oder Dendriten auf der einen Seite und cylindraxile Bildungen auf der anderen Seite notwendg sind. Es ist das ein Satz, den Verfasser schon in der vorstehenden Arbeit näher zu begründen suchte. Unter cylindraxilen oder neuraxischen (Kölliker) Bildungen ist hier alles das verstanden, was aus dem Nervenfortsatz einer Ganglienzelle hervorgeht, sei es nun das Endbäumchen des Fortsatzes selbst, oder die Verzweigungen seiner Kollateraläste.

Die Beobachtungen nun, die Cl. Sala teils als die allerneuesten Forschungsergebnisse seines Meisters, teils auch als seine eigenen Befunde über den Randplexus beim Frosch in seiner Amphibienarbeit niedergelegt hat, sind von hohem Interesse und liefern einen überzeugenden Beweis für die Richtigkeit des soeben aufgestellten Satzes. Denn es ergab sich, dass Hand in Hand mit dem Hinausstrahlen der Dendriten zur Peripherie des Markes auch zahlreiche Kollateralen der weissen Substanz anstatt wie gewöhnlich, ihren Weg nach innen, zur grauen Substanz hin zu nehmen, sich nach aussen wenden, um in der Nähe der Oberfläche teils nach einfacher Umbiegung, teils nach Gabe-

lung in einen kurzen auf- und absteigenden Ast in variköse Endarborisationen zu zerfallen. Eines zieht das andere nach sich. Nach Sala's Beobachtungen kommen beim Frosche noch weitere Einrichtungen dazu, die ermöglichen, dass jene marginalen Dendritengeflechte mit cylindraxilen Endbäumchen in Kontakt treten; nicht nur von den Längsfasern der Stränge, auch von Nervenfortsätzen her, die in der grauen Substanz entspringen, bahnen sich Kollateralen nach jenem Geflechte ihren Weg; ja selbst stärkere Achsencylinder, die offenbar direkten Stammfasern, Nervenfortsätzen entsprechen, sah Sala von innen her in jenen Oberflächenplexus eintauchen und sich darin zu freien Endbäumchen entfalten.

Da, wie eingangs erwähnt, an meinen eigenen Präparaten die Kollateralen samt und sonders ungefärbt geblieben waren, kann ich über all diese Verhältnisse beim Rochen nichts angeben und muss mich auf dieses Referat beschränken. Indes zweifle ich bei der sonstigen Übereinstimmung, die das Rochenrückenmark mit dem des Frosches zeigt, nicht, dass auch hierin analoge Verhältnisse obwalten, dass auch hier Kollateralen vorhanden sind, und vielleicht auch Stammfortsätze, die innerhalb der weissen Substanz, namentlich im Bereiche jenes Randplexus, ihr Ende finden.

Ausser den motorischen Zellen haben sich an meinen Präparaten vielfach noch Strang- und Kommissurenzellen in gelungener Weise geschwärzt, freilich nur gewöhnliche Formen: sog. Kombinationsformen, (Zellen, deren Fortsatz nach gabelförmiger Teilung den einen Ast in die weisse Substanz der gleichen Seite, den anderen durch die vordere Kommissur hindurch in die der anderen Seite sendet) kamen ebensowenig zur Ansicht wie Zellen vom Golgi'schen Typus, wobei es sich aber wahrscheinlich um eine mangelhafte Imprägnation, nicht

aber um den Mangel jener Zellformen handelte. Auch bei den sonst so befriedigend geschwärzten Strangzellen blieb ein Punkt unerledigt: die Frage, ob der Nervenfortsatz in die weisse Substanz durch einfache Umbiegung oder durch **T**förmige Teilung übergehe.

In der Figur 2 habe ich aus zahlreichen Präparaten eine Anzahl von Kommissuren- und Strangzellen zusammengestellt. Bei den meisten erscheint der Zellkörper beträchtlich kleiner als der der motorischen Zellen, bald spindelförmig, bald von eckiger Gestalt, mit spärlichen Dendriten, die zwar wenig verästelt aber recht lang und gestreckt sind, und auch vielfach in die weisse Substanz hineinragen, ohne freilich in der Regel den Rand des Markes zu erreichen, so dass sie an der Bildung des Oberflächengeflechtes nur geringen Anteil nehmen.

Die Kommissurzellen sind nicht, wie etwa beim Menschen, an ein besonderes Gebiet der grauen Substanz geknüpft, sondern finden sich über deren ganzen Umfang verteilt. Am reichlichsten findet man sie freilich im Vorderhorn. Hier liegen sie eingeschaltet zwischen den grossen motorischen Zellen. Der Nervenfortsatz ist an seinem charakteristisch kegelförmigen Ursprunge, vor allem aber an seiner glatten gleichmässigen Beschaffenheit leicht zu erkennen.

Er entspringt häufiger von einem Dendritenstämmchen als vom Zellleib selbst und zieht bogenförmig unter sanften Schlängelungen nach der vorderen Kommissur hin, die er in der oben geschilderten Weise, mit anderen seinesgleichen zu einem oder mehreren besonderen Bündelchen vereinigt, in einiger Entfernung vor der grauen Substanz durchsetzt. In wenigen Fällen nahm ich je einen zarten Kollateralast an dem Fortsatz wahr und zwar unmittelbar vor seinem Eintritt in die Kommissur; das Ästchen drang in den centralen Teil der grauen Substanz ein und endigte bald.

Von den Strangzellen kamen solche für den Vorder-, den Seiten- und den Hinterstrang zur Ansicht; jene liegen, soviel ich sah, stets im Vorderhorn, die beiden letzteren im Hin-

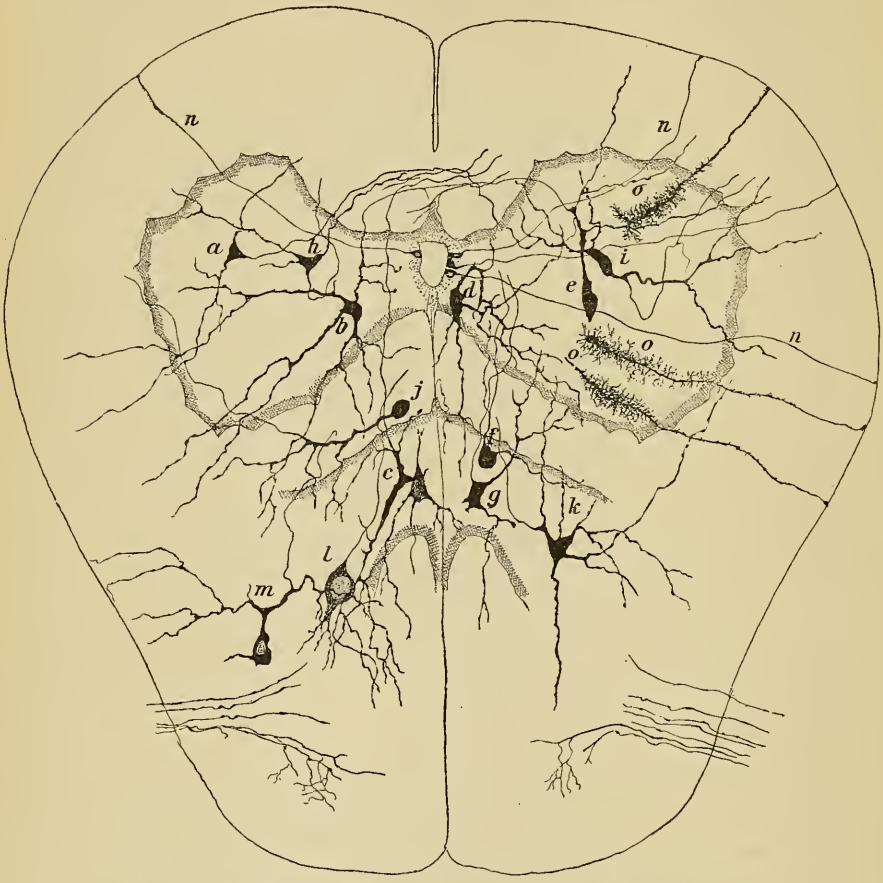


Fig. 2. Querschnitt des Rückenmarkes von Raja asterias, mit Kommissurenzellen, Strangzellen, Ependym- und Gliazellen. *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* = Kommissurenzellen; *h*, *i* = Strangzellen der Vorderstränge; *j*, *k*, *l*, *m* = Strangzellen der Seitenstränge; *n* = Ependymfasern; *o* = Gliazellen.

terhorn. Von den Hinterhornzellen verdienen drei Formen besondere Beachtung. Die eine davon (Fig. 2 *m*) findet man mehr in den seitlichen Abschnitten der Hinterhörner; der Zellkörper

ist birnförmig, glatt, mit dem Stiel nach vorn gewendet; der Spitzenfortsatz zerfällt büschelförmig in eine Anzahl von Dendriten und an einem von diesen, oft recht weit vom Zellkörper, entspringt der Nervenfortsatz; er taucht nach geschlängeltem Verlauf in die mittleren Teile des Seitenstranges ein. Die zweite Zellgattung stimmt mit dieser in der Form überein, nicht aber in der Lage (*i*); der Zellkörper liegt in der Nähe der Mittellinie, gewöhnlich im vordersten Abschnitt der Hinterhörner, mit der Achse schief zum Septum posterius orientiert, in derselben Weise, wie die an der gleichen Stelle befindlichen „ependymogenen" Gliazellen. Der Dendritenstamm ist nach aussen und hinten gewandt, zerfällt blumenkelchartig in mehrere protoplasmatische Äste und setzt sich direkt in den Nervenfortsatz fort, der bogenförmig nach vorn lenkt, um in das vorderste Gebiet des Seitenstranges einzutreten. Aber die meiste Beachtung verdient die dritte Zellkategorie (*k*, *l*): es sind das auffallend grosse Zellen von sternförmiger Gestalt, die ihre Dendriten nach allen Seiten hin aussenden, den Nervenfortsatz aber stets nach vorn schicken und ihn in das oben beschriebene dorsale Grobfaserbündel eintreten lassen. Sie liegen — und das ist eben dasjenige, was diesen Zellen Interesse verleiht — in den mittleren und hinteren Teilen der Hinterhörner, also in der Nähe der Stelle, wo sich die hinteren Wurzeln aufsplittern, und so kann an gewöhnlichen Färbepräparaten leicht die irrige Vorstellung entstehen, als gehörten sie als Ursprungszellen zu den hinteren Wurzeln. Die ist nun nicht der Fall, wohl aber sind diese Zellen allem Anscheine nach für die Fortleitung der sensiblen Reize in der Längsrichtung des Rückenmarkes, durch Vermittelung des aus ihren Neuraxonen hervorgehenden dorsalen Grobfaserbündels von Wichtigkeit. — Neben diesen drei Typen kommen auch noch gewöhnliche, kleine, sternförmige Zellen in den Hinterhörnern vor.

An den Nervenfortsätzen einiger Vorderstrangzellen gewahrte ich dünne und kurze Kollateraläste, allerdings stets in der Einzahl.

Gelang es auch an keinem der Präparate, ein vollständiges, zusammenhängendes Bild der Neuroglia im Rückenmarke des Rochens zu erhalten, so war es doch möglich, aus den vielen fragmentarischen Gliafärbungen, die sich an den einzelnen Schnitten eingestellt hatten, sich ein Gesamtbild davon zu konstruieren. Vor allem ist hervorzuheben, dass sie sich in den wesentlichsten Punkten an das Verhalten bei anderen Wirbeltieren anschliesst. Auch hier treten uns die zwei bekannten Bestandteile des Stützgerüstes entgegen: das Ependymgerüst und die eigentlichen Gliazellen. Das Ependymgerüst oder Ependymium besteht aus den epithelartig um den Centralkanal herum aufgereihten Ependymzellen und ihren radiär nach der Oberfläche hinziehenden Faserfortsetzungen. Die Zellkörper (Fig. 2, *n*) sind nicht so schlank, wie bei Säugern und Vögeln; sie sind von plumper, kubischer Form; stiftchenartige Anhänge an der Innenseite vermochte ich nur in wenigen Fällen wahrzunehmen. Die Ependymfasern, die aus den Zellen hervorgehen, sind sehr zart und glatt, geradezu nervenfasernähnlich, sie ziehen in recht gestrecktem Lauf nach aussen, bis zuletzt ungeteilt und ohne Seitenäste, und endigen an der Pia mater mit einer kleinen Verdickung. Jene meridianartige Anordnung, ganz vorn, gleich hinter der vorderen Längsfissur, wie sie im Rückenmarke höherer Vertebraten so stark ausgesprochen ist, ist hier nur in schwacher Andeutung vorhanden, hinten in der Mitte dagegen vereinigen sich die Ependymfasern wie bei jenen zu einem stärkeren sagittalen Strange, einem Septum posterius. Auch hier entbehrt die dorsale Hälfte des Rückenmarkes, wie bei Knochenfischen, Amphibien, Vögeln (Retzius) und Säugern (Lenhossék) der eigent-

lichen Ependymzellen und -Fasern, eine Erscheinung, die, wie ich das beim menschlichen Embryo nachgewiesen habe[1]), ihre Erklärung in den Reduktionsverhältnissen des ursprünglich spaltförmig langen Centralkanales findet, indem durch die Verlötung der dorsalen Abteilung des Kanales die betreffenden Ependymzellen — es sind das gerade diejenigen, deren Fasern die dorsale Markhälfte durchsetzen — ihren Charakter als solche einbüssen und sich zu gewöhnlichen Gliazellen umwandeln. Ihre Abstammung aus Ependymzellen kommt auch beim Rochen noch später dadurch deutlich zum Ausdruck, dass sie nicht, wie die übrigen Gliazellen, radiär zum Centralkanal orientiert, sondern senkrecht auf das Septum posterius gestellt sind. Noch wäre zu bemerken, dass jene Ependymfasern, die die vordere Hälfte der Vorderhörner bis zu den Seitensträngen durchsetzen, einen schwach bogenförmigen Verlauf erkennen lassen mit vorderer Konkavität, genau wie beim menschlichen Fötus.

Wesentlich anders präsentieren sich die eigentlichen Gliazellen (Fig. 2, *o*). Sie liegen über die ganze graue Substanz und offenbar auch über die weisse verteilt, doch gelang es mir nicht, sie in letzterer zu imprägnieren. Ihre Zahl ist verhältnismässig viel geringer, als im Rückenmarke höherer Wirbeltiere. Sie sind von länglich-schmaler Spindelform, radiär gestellt und stehen durch ihre relativ schmale Beschaffenheit geradezu im Missverhältnis zu dem ausserordentlich derben, nur wenig dünneren peripherischen Fortsatze, in den sie ohne scharfe Grenze fast unmerklich übergehen; oft ist der Breitenunterschied zwischen Zellkörper und Fortsatz nur sehr wenig ausgesprochen. Wenn der an sich so unscheinbare Zellkörper doch leicht zu erkennen ist und geradezu imposant erscheint, so verdankt er es seiner äusserst buschigen Beschaffenheit. Er erscheint umhüllt

[1]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes, Verh. d. Anat. Gesellschaft, 1891, p. 207.

von einem reichen Gewirr zarter, oft aufgesplitterter, rechtwinkelig abgehender Ästchen von verschiedener Länge, die sich zu einem förmlichen Rasen oder Bart verflechten. Der buschige Überzug erstreckt sich bei vielen Gliazellen über die Zelle hinaus auf den Anfangsteil des Fortsatzes, allerdings unter allmählicher Abnahme, aber nie weiter als bis zum Rande der grauen Substanz; in der weissen ist der Fortsatz stets ganz glatt oder nur mit minimalen Ästchen versehen. Bei den Gliazellen der grauen Substanz bleibt der Fortsatz ungeteilt bis zur Peripherie hinaus; dies ist ein bemerkenswertes Verhalten, worin sich das Rochenrückenmark von dem Rückenmarke vieler anderen Vertebraten unterscheidet. Ob sich die Gliazellen der weissen Substanz auch so verhalten, vermag ich nicht anzugeben, da es mir nicht gelang, sie darzustellen; nur die an dem medialen, der vorderen Fissur zugekehrten Rande der Vorderhörner befindlichen Gliazellen hatten sich gefärbt und diese Zellen liessen allerdings eine grössere Anzahl von Fortsätzen zur Wandung der Fissur hinstrahlen, doch folgt daraus noch nicht, dass auch die in anderen Gebieten der weissen Substanz befindlichen Gliazellen ein ähnliches Verhalten zeigen, da ja die Gliazellen in der Gegend der Fissur sich bei allen Tieren durch besonders reichliche Verästelung auszeichnen.

Die letzten Jahre haben uns wichtige Aufschlüsse über den Bau und die Natur der Neuroglia gebracht; die Golgi'sche Methode hat hier nicht in geringerem Masse Licht verbreitet als bezüglich der nervösen Elemente des Markes. Erst jüngst erfuhren wieder die Golgibilder der Neuroglia umfassende Bearbeitungen von seiten Retzius' [1]) und Köllikers [2]) und mehr und mehr wird es möglich ein einheitliches Bild von der An-

---

1) G. Retzius, Ependym und Neuroglia, Biol. Unters. Neue Folge, V., 1893, p. 9.

2) A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. II, Leipzig 1893, p. 136.

ordnung und Herkunft dieses Bestandteiles des Centralnervensystems bei Vertebraten zu geben.

Als wichtigstes Resultat ergab sich vor allem der bestimmte Nachweis der ektodermalen Herkunft des gesamten medullaren Gliagerüstes bei allen Wirbeltieren vom Amphioxus herauf bis zu dem Menschen, die Erkenntnis, dass das Bindegewebe aus der Bildung des Stützsystems des Rückenmarkes vollkommen ausgeschlossen ist, dass es sich auch bei den Gliazellen um analoge Elemente handelt, wie bei den Nervenzellen. Das zweite wichtige Ergebnis besteht in dem Befunde, dass die Neuroglia überall in den wesentlichen Grundzügen dem gleichen Bauplane und zwar einem ganz charakteristischen Plane folgt. Als ein drittes, gleichfalls hochinteressantes Resultat möchte ich den Satz hinstellen, dass bei niederen Vertebraten vielfach ein Typus der Neuroglia besteht, der bei höheren nur einen embryonalen, vorübergenden Zustand darstellt, indem zu jenem typischen einfachen Verhalten später noch gewisse Komplikationen hinzutreten.

Die Befunde an dem Rückenmarke des Rochens sind nun wieder geeignet, für den zuletzt angeführten Satz als Beweis zu dienen. Obgleich ja das Mark der untersuchten Tiere, bei der vollen Markhaltigkeit der weissen Substanz, in seiner Entwickung qualitativ wohl als abgeschlossen bezeichnet werden darf, zeigt die Neuroglia doch ein Verhalten, das auf die Neuroglia der Vögel, der Säuger und vor allem des Menschen bezogen, die Bezeichnung embryonal verdient. Wir sehen bei Raja die Ependymfasern von dem Centralkanal her bis zur Oberfläche des Markes vordringen; bei Säugern ist dies nur in frühen Entwickelungsstadien der Fall, indem sie später an den Golgipräparaten, mit Ausnahme der gegen die vordere Fissur und den hinteren Sulcus hinstrebenden, stets schon in der Nähe des Centralkanals aufhören, sei es, dass sie wie Cajal meint, wirklich einer Atrophie anheimgefallen sind, sei es, dass sie

sich nur dem Chromsilberverfahren gegenüber refraktär verhalten. An den Gliazellen darf man vor allem die spindelförmige, längliche Beschaffenheit des Zellkörpers sowie den derben peripherischen Fortsatz als embryonal bezeichnen; auch bei Säugern und dem Menschen finden wir ja ein Stadium, wo jene kräftigen radiären Ausläufer ebenso wie beim Rochen das Bild des Stützgerüstes beherrschen, allein dieses Bild ist ein vorübergehendes, in der Folge tritt der peripherische Fortsatz an Mächtigkeit bedeutend zurück gegen die starke Entwickelung der radiär nach allen Seiten vom Zellkörper ausstrahlenden und oft weite Gebiete umfassenden „sekundären Ausläufer", die der Zelle jetzt ihr typisches Gepräge aufdrücken, während der frühere Hauptfortsatz zu einer unscheinbaren Bildung herabsinkt. Diese Umwandlung scheint nun beim Rochen nicht einzutreten; zwar zeigt ja der Zellkörper auch, wie geschildert, eine buschige Beschaffenheit, doch sind die jenen pelzigen Überzug erzeugenden zarten, wurzelfädchenartigen Äste mit den mächtigen Ausstrahlungen der Spinnenzellen der Säuger nicht zu vergleichen.

Das Fischrückenmark ist bisher mit der Golgi'schen Methode noch recht wenig untersucht worden, eine Lücke, die bei dem steigenden Eifer, der jetzt der Golgi'schen Methode erfreulicher Weise allgemein zugewendet wird, wohl nicht mehr lange unausgefüllt bleiben dürfte. Über Myxine liegen Nansen's[1]) wichtige, aber im ganzen doch fragmentarische Angaben vor; sie sind kürzlich in einigen Punkten, namentlich was die Neuroglia betrifft, von Retzius[2]) vervollständigt worden. Von der Neuro-

[1]) Fridtj. Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning for 1886, Bergen 1887, p. 152.

[2]) G. Retzius, Studien über Ependym und Neuroglia. Biologische Untersuchungen, Neue Folge V, Stockholm 1893, p. 15. — Das Gehirn und Auge von Myxine. Daselbst, p. 64.

glia des Petromyzenrückenmarkes habe ich selbst[1]) unlängst eine gedrängte Schilderung und eine Abbildung gegeben; etwas ausführlicher ging dann darauf Retzius ein. Von den Knorpelfischen sind bisher nur Haie zu Versuchen mit der Schwarzfärbung herangezogen worden und zwar habe ich selbst[2]) diese Arbeit übernommen, doch beziehen sich meine Untersuchungen ausschliesslich auf Embryonen und geben daher über den Typus und die Anordnung der Elemente im entwickelten Marke keinen Aufschluss. Über die nervösen Bestandteile im Rückenmarke der Knochenfische besitzen wir nur eine einzige Golgiarbeit: die von Retzius[3]) über das Lachsrückenmark; die Neuroglia des Lachsrückenmarkes findet sich ausführlich dargestellt in dem umfassenden Neurogliaaufsatze desselben Forschers.

So bietet sich also für einen Vergleich von dieser Seite her nur das Cyclostomenrückenmark und das des Lachses.

Das Rückenmark von Myxine und Petromyzon zeigt nun in seiner ganzen äusseren und inneren Gestaltung einen so eigenartigen, von dem aller anderen Vertebraten so abweichenden Habitus (die bandartige Beschaffenheit des Rückenmarkes, die Streifenform der grauen Substanz u. s. w.), dass von einer eigentlichen Ähnlichkeit nicht die Rede sein kann. Gleichwohl ist in einer Beziehung eine Analogie vorhanden: hier wie dort begegnen wir einer auffallend starken Entwickelung der Dendriten. Allerdings tritt uns dieses Strukturverhältnis bei den Myxinoiden noch in gesteigertem Masse entgegen. Die graue Substanz umfasst nichts als die schmalen Zellkörper; die ganz glatten protoplasmatischen Ausläufer durchsetzen in

---

[1]) M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, Berlin 1893, p. 57.

[2]) M. v. Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anatom. Anzeiger, 7. Jahrg. 1892, p. 519.

[3]) G. Retzius, Die nervösen Elemente im Rückenmarke der Knochenfische. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge V, Stockholm 1893, p. 27.

mächtigen Bogen die weisse Substanz von einer Seite zur anderen und lösen sich dabei in mannigfaltigster Weise in ganze Bündelchen von Ästen auf; die gesamte „weisse Substanz" erscheint wie durchflochten von einem dichten protoplasmatischen Gewirr, das sich in seiner vollen Reichhaltigkeit und Komplikation kaum bildlich zur Anschauung bringen lässt. In diesem enorm unregelmässigen Verhalten der Dendriten liegt aber auch der Unterschied gegen jenen Typus wie er bei Raja verwirklicht ist; weder jene im ganzen und grossen doch radiäre Anordnung der Ausläufer, noch auch die Verfilzung ihrer Endspitzen zu einem scharf abgegrenzten Oberflächengeflecht, wie wir sie bei Raja finden, ist hier vorhanden. Eine weitere Eigenart des Petromyzonrückenmarkes besteht darin, dass die Dendriten nicht unmittelbar bis zur Oberfläche des Markes vordringen, sondern ganz an der Peripherie ringsum einen äusserst schmalen Saum freilassen, der nur von den fussartig verdickten Enden der Gliafasern in Anspruch genommen wird.

Auch die Bilder, die Retzius nach Golgipräparaten aus dem Rückenmarke des Lachses giebt, erinnern nicht sehr an den Typus des Rochenrückenmarkes und wenn sie auch nur kleinen embryonalen Formen entnommen sind, so darf man schon aus diesen Bildern schliessen, dass die Zellen auch in ihrer fertigen Form ein etwas anderes Gepräge aufweisen als bei Raja; die motorischen Zellen sind kleiner, plumper, auch fehlt die streng sagittale Stellung; der wichtigste Unterschied aber besteht darin, dass man ihre Dendriten wenigstens an den Retzius'schen Zeichnungen zwar tief in die weissen Stränge eintauchen, aber nirgends bis zur Oberfläche vordringen sieht. Wir können hier wohl auch die Ergebnisse anderer Färbungen heranziehen; betrachten wir z. B. die auf Karminpräparaten und Weigert'schen Färbungen beruhenden Abbildungen, die v. Kölliker soeben vom Rückenmarke des Hechtes und der Forelle

gab (Fig. 425 u. 426), so muss der gewaltige Unterschied der motorischen Zellen in Grösse, Form und Stellung sofort auffallen.

Muss die Eigenart des Rochenrückenmarkes in seinem inneren Bau gegenüber dem anderer Fische einigermassen überraschen, so wächst unser Erstaunen noch, wenn wir, zu den Amphibien übergehend, beim Frosche plötzlich einem Typus der Rückenmarkszellen gegenüberstehen, der sich an dem bei Raja realisierten auf das Frappanteste anschliesst. Wir sind vor kurzem über das Froschrückenmark aufs genaueste unterrichtet worden durch die schon oben erwähnte verdienstvolle Arbeit von Cl. Sala y Pons, eines Schülers Cajal's. Vergleicht man die schöne Figur, die Sala vom Rückenmarke des Frosches giebt, und die auch v. Kölliker in seiner Gewebelehre wiedergegeben hat (p. 187, Fig. 438), mit dem Verhalten der Nervenzellen im Rückenmark des Rochens, wie sie meine Figur 1 vergegenwärtigt, so muss die Ähnlichkeit wohl jedem sofort in die Augen springen. Hier wie dort die spindelförmig-schmale Beschaffenheit, die sagittale Stellung der motorischen Zellen, ihre reiche Verästelung, das Fortlaufen der beiden Pole in starke, an der Grenze der Vorderhörner dahinlaufende Stämme, von denen die unter büschelförmiger Verästelung tief in die weisse Substanz eindringenden Dendriten entspringen, hier wie dort das Hinausströmen der Dendriten bis zur Oberfläche der Seitenstränge, das Entstehen eines charakteristischen protoplasmatischen Randgeflechtes, einer „Molekularschicht", wie sie Cl. Sala im Anschluss an Cajal nennt. Auch in den Kommissuren- und Strangzellen ist die Analogie gewahrt, höchstens darin finde ich eine kleine Abweichung, dass sie beim Rochen etwas grösser erscheinen, als sie die Sala'sche Zeichnung beim Frosche darstellt. Gleichwohl bestehen auch Unterschiede, vor allem der, dass beim Frosche die motorischen Zellen nicht wie bei Raja, die ganze Breite der Vorderhörner vom Centralkanal bis zur

äusseren Grenze in Anspruch nehmen, sondern sich nur auf deren leterale Hälfte beschränken; dies geht schon aus der Sala'schen Zeichnung, noch viel überzeugender aber aus der Fig. 437 des v. Kölliker'schen Werkes hervor, die das Rückenmark von Rana temporaria darstellt. Es ist gewiss eine morphologisch hochinteressante Thatsache, dass was den inneren Bau des Rückenmarkes betrifft, die aufsteigende Reihe der Entwickelung von den Selachiern unter Umgehung der Knochenfische direkt zu den Amphibien hinleitet.

Auch mit dem Rückenmarke der Eidechse, das uns durch Cajals[1]) auf der Golgi'schen Methode beruhenden Darstellungen und Zeichnungen bekannt geworden ist, besteht grosse Aehnlichkeit, wenn auch nicht eine so weitgehende, wie mit dem des Frosches, vor Allem liegt die Analogie in dem ganz gleichen Verhalten der Dendriten, indem sie sich hier gleichfalls bis zur Pia mater hinausziehen um sich gleich darunter zu einem feinen lateralen Plexus zu verfilzen. Die Anordnung der Zellen ist hier allerdings eine etwas andere, indem sie zwar von Spindelform, aber mit der Achse nicht alle sagittal, sondern in den verschiedensten Richtungen gelagert sind, was auch für das von v. Kölliker in der Figur 440 seines Werkes abgebildete Rückenmark von Testudo gilt.

Liess sich in Betreff der nervösen Elemente zwischen dem Rochenrückenmarke und dem des Frosches eine bis ins Einzelne gehende Übereinstimmung nachweisen, so kann hinsichtlich der Neuroglia das gleiche nicht gesagt werden. Ist der Grundplan auch — wie bei den Wirbeltieren überhaupt — derselbe, so bestehen doch in einzelnen Punkten gewisse Differenzen, die ganz charakteristisch sind. Der Hauptunterschied besteht darin, dass bei dem Rochen Ependym- wie Gliafortsätze stets ungeteilt bis

[1]) S. Ramón y Cajal, Pequeñas contribuciones etc. La médula espinal de los reptiles. Barcelona 1891.

zur Peripherie hinauslaufen, während beim Frosche die einen wie die anderen von der Grenze der weissen Substanz an den reichlichsten Teilungen unterliegen; jede Faser zerfällt in ein förmliches Büschel, das in dichtem Strome nach dem Rande des Rückenmarkes hinstrahlt. Dies verleiht der Neuroglia des Amphibienrückenmarkes einen ganz eigenartigen Habitus.

Da bei dem Frosche nach Sala's und Retzius' Darstellung, die ich auf Grund eigener Präparate vollauf bestätigen kann, auch die Ependymfasern dieser Aufsplitterung unterworfen sind, so darf man wohl sagen, dass hinsichtlich des Ependymiums das Rückenmark der Rochen eine höhere Stellung einnimmt, als das der Amphibien; denn bei höheren Vertebraten finden wir die Ependymfasern ebenso glatt und ungeteilt wie bei Raja oder nur wenig verästelt. — Bei den Reptilien hat die Neuroglia nach Cajal's Darstellung sehr viel Ähnlichkeit mit der der Amphibien; auch an diese schliesst sich also die Neuroglia der Rochen nicht an. Auch von dem Neurogliatypus der Knochenfische, wie ihn neuerdings Retzius beim Lachse dargestellt hat, weicht sie in einigen Punkten ab, vor allem darin, dass beim Lachse die Ependymfasern ebenso pelzig-zottig erscheinen, wie die eigentlichen Gliafasern, und dass der pelzige Überzug an den peripherischen Gliafortsätzen sich nicht nur wie beim Rochen, auf die graue Substanz beschränkt, sondern bis zum pialen Ende der Fasern hinausreicht, ja recht eigentlich erst von der Grenze der weissen Substanz an beginnt.

Schliesslich möchte ich erwähnen, dass sich stellenweise auch in den Spinalganglien Nervenzellen imprägniert hatten. Die geschwärzten Exemplare gehörten alle der bipolaren Form an, und zwar der regelrechten oppositipolen Form, wobei der centrale Fortsatz, wie das bekanntlich vielfach auch bei anderen Wirbeltieren der Fall ist, hinter dem peripherischen an Breite etwas zurückblieb.

III.

DIE NERVENENDIGUNGEN

IN DER

RIECHSCHLEIMHAUT.

Durch die in den letzten Jahren mit der Methylenblaufärbung und der Golgi'schen Methode angestellten Untersuchungen, an denen sich hier hauptsächlich Ehrlich, Arnstein, R. y Cajal, Van Gehuchten und Retzius beteiligt haben, wissen wir es nun mit Bestimmtheit, dass M. Schultze's alte Behauptung vom direkten Zusammenhange der Riechzellen mit den Olfactoriusfasern richtig ist. Die Olfactoriusfibrillen entspringen aus den Riechzellen und das Riechepithel stellt nach unserer gegenwärtigen Auffassung nicht sowohl das Endigungsgebiet des Riechnerven als vielmehr dessen Ursprungsorgan dar. Allerneueste Erfahrungen ergeben aber die bemerkenswerte Thatsache, dass darin neben jenen cellulären Faserursprüngen doch auch noch freie intraepitheliale Nervenendigungen vorkommen, so dass das Epithel der Regio olfactoria ebenso wie die Netzhaut zu dem Nervensystem in doppelter Beziehung steht, indem es Faserbildungen an das Gehirn abgiebt und solche davon empfängt.

Die hier in Betracht kommenden Fasern wurden wohl zuerst von A. v. Brunn[1]) beim Schafe gesehen; allerdings hebt v. Brunn selbst hervor, sie nur an der Grenze zwischen der Regio olfactoria und respiratoria, nicht aber im eigentlichen Gebiet des Riechepithels wahrgenommen zu haben. Die hiehergehörige Stelle lautet folgendermassen: „Allerdings sind mir mehrfach an der Grenze des Riechepithels gegen das Flimmerepithel Nervenfasern vorgekommen, die aus der Schleimhaut in das

[1]) A. v. Brunn, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 39, 1892, p. 643.

Epithel aufstiegen und in ihm bis gegen die Oberfläche hinaufgingen; indes halte ich sie mit Ramón y Cajal für sensible, also dem Trigeminus entstammende. Sie unterscheiden sich von den Olfactoriusfibrillen durch beträchtliche Dicke." Eine Abbildung von jenen Fasern giebt v. Brunn nicht. Nach diesen Worten könnte man meinen, als hätte vor v. Brunn schon Cajal die fraglichen Fasern gesehen, beschrieben und auch ein Urteil über deren Natur abgegeben, indes liegt hier ein Missverständnis von seiten v. Brunn's vor; Cajal hat sie, wie er selbst in einer unlängst erschienenen Publikation versichert, vor v. Brunn nirgends erwähnt.

Ausführlicher ging ich selbst in einem bald darauf erschienenen kurzen Aufsatz [1]) auf jene Fasern ein, die ich in grosser Zahl sowohl im Sinnesepithel des Jacobson'schen Organs wie auch im Epithel der Regio olfactoria bei reifen Kaninchenföten beobachtetet hatte. Sie zeigten an meinen Präparaten eine ganz eigenartige Beschaffenheit; es handelte sich nicht etwa um baumförmige intraepitheliale Verästelungen, wie sie uns als sensible Nervenendigungen in anderweitigen Schleimhäuten und in der Epidermis so vielfach entgegentreten, sondern um unverästelte, zarte und glatte Fasern, die senkrecht zwischen den Riechzellen bis zur Oberfläche des Epithels emporstiegen, um ganz oben mit einem Knöpfchen frei zu endigen. In einigen Fällen schien es mir, als ragte über jenes Knöpfchen noch ein frei hervortretendes minimales Stiftchen hinaus, doch konnte ich hierüber nicht zu vollkommener Gewissheit gelangen. Ich betonte, dass die Fasern unter dem Epithel nicht eigene Wege einschlagen, sondern sich zu den Olfactoriusfasern gesellen, mit denen sie überhaupt Ähnlichkeit zeigen. Aus eben diesem Grunde konnte ich mich auch nicht entschliessen, sie ohne weiteres als ge-

1) M. v. Lenhossék, Die Nervenursprünge und -Endigungen im Jacobson'schen Organ des Kaninchens. Anat. Anzeiger, Jahrg. VII, 1892, p. 632.

wöhnliche sensible, also zu dem Trigeminus gehörige Fasern anzusprechen, sondern vermied es, eine bestimmte Erklärung über ihre Bedeutung, ob es sich um Trigeminus- oder Olfactoriusfasern handle, abzugeben und beschränkte mich darauf, die für die eine und die andere Auffassung sprechenden Momente zusammenzustellen.

Der erste, der v. Brunn's und meine eigenen Beobachtungen bestätigen konnte, war R. y Cajal [1]). Er fand die fraglichen Fasern bei vorgeschrittenen Mäuseföten sowohl im Jacobson'schen Organ wie auch in der Riechschleimhaut, besonders zahlreich aber in ersterem auf. Die Beschreibung und Abbildung, die Cajal davon giebt, stimmt vollkommen mit der von mir gegebenen überein, namentlich sind sich die beiden Abbildungen vom Jacobson'schen Organ zum Verwechseln ähnlich. Auch in der Cajal'schen Zeichnung sind es ungeteilte feine Fasern, die mit ihren charakteristischen Endknöpfchen bis zur Oberfläche des Epithels hinaufragen. Cajal hebt gleichfalls ihre Ähnlichkeit mit den Olfactoriusfibrillen hervor.

Auch G. Retzius [2]) hat seitdem in der Riechschleimhaut der Maus und des Frosches freie Endigungen wahrgenommen und beschrieben, doch tritt uns an den Retzius'schen Abbildungen (Taf. XVIII, Fig. 7, 8, 9) ein etwas anderer Typus entgegen. Die Fasern erscheinen, wenn auch nur schwach verzweigt, doch nicht ganz ungeteilt, erreichen nicht die Oberfläche und lassen auch jene Endverdickungen vermissen.

Die Veranlassung, auf diese Fasern zurückzukommen, finde ich darin, dass es mir vor kurzem gelang, in der Riechschleimhaut der achttägigen Maus sehr schöne freie Terminationen mit der Golgi'schen Methode darzustellen. Eine der schönsten Stellen

---

1) S. R. y Cajal, Nuevo concepto de la Histologia de los Centros Nerviosos. Barcelona, Heinrich y Ca, 1893, p. 43.

2) G. Retzius, Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Biologische Untersuchungen, Neue Folge IV, 1892, p. 62.

habe ich in der beistehenden Figur (Fig. 3) vergegenwärtigt; sie ist nicht etwa von der Grenze des olfactorischen Teiles, sondern mitten aus dem Gebiete der Riechschleimhaut entnommen, aus einer Gegend, wo sich daneben zahlreiche Riechzellen mitsamt ihren eigentümlich langen Stiftchen imprägniert hatten.

Mit Überraschung musste ich wahrnehmen, dass hier eine wesentlich andere Endigungsform vorliegt, als ich sie beim Kaninchen und als sie R. y Cajal bei Mäuseföten beobachtet

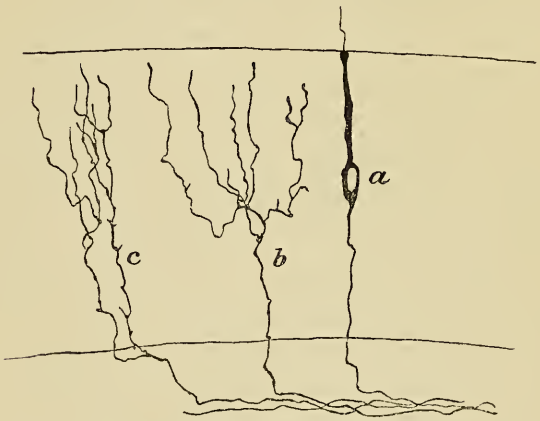


Fig. 3. Aus der Riechschleimhaut der 8tägigen Maus; *a* = Riechzelle, die sich an ihrem unteren Ende in eine Olfactoriusfaser fortsetzt; *b*, *c* = freie Nervenendigungen.

hatte, eine Form, die sich mehr an die von Retzius beschriebene anschliesst. Hier haben wir es mit prachtvollen dendritischen Verästelungen zu thun, mit echten intraepithelialen Endbäumchen. Zwei horizontal unter dem Epithel hinziehende Fasern biegen unter rechtem Winkel in das Epithel ein, die eine steigt unverästelt, die andere in zwei Äste gespalten bis etwa zur Mitte des Epithels empor, um sich dann plötzlich in eine breite, armleuchterartige Verästelung aufzusplittern. Die Teilungsäste sind kaum dünner als ihre Stammfasern, ja einige

zeigen merkwürdigerweise sogar eine allmähliche Verdickung nach ihrem Ende hin. Sie endigen alle nicht weit unter der Oberfläche, aber ohne sie zu erreichen, mit freien Spitzen. Nach dem Typus, den diese Endigungen aufweisen, stehe ich nun keinen Augenblick an, sie als Trigeminusfasern anzuerkennen. Wie verhalten sich aber diese Endbäumchen zu jenen ganz anders beschaffenen freien Faserenden, die ich und R. y Cajal früher beschrieben und abgebildet hatten? (Aus der Beschreibung v. Brunn's geht nicht mit Bestimmtheit hervor, ob die von ihm beobachteten Fasern zur einen oder anderen Kategorie gehören.) Ich und Cajal hatten jene Fasern nur bei fötalen Formen beobachtet und so wäre denn immerhin die Möglichkeit denkbar, dass jene ungeteilten Fasern Entwickelungsformen der hier beschriebenen Endarborisationen darstellen. Indes wäre dies eine ganz sonderbare Erscheinung, denn überall, wo später baumförmige Verzweigungen vorkommen, ist schon in frühester Anlage die Teilung, wenn auch in noch so einfacher Form, angedeutet. So möchte ich es denn vorderhand für wahrscheinlicher halten, dass hier zwei verschiedene Fasergattungen im Spiele sind. Welcher Natur jene unverästelten Fasern seien, ob sie etwa, wie Cajal vermutet, zu der Entwickelung der Olfactoriusfasern in Beziehung stehen, vermag ich heute noch eben so wenig zu entscheiden, wie zur Zeit, da ich meine kurze Notiz veröffentlichte.

Nachtrag.

Erst nach Abschluss der vorliegenden Arbeit lese ich in dem soeben erschienenen II. Band des Merkel-Bonnet'schen Jahresberichtes „Ergebnisse der Anatomie und Physiologie", p. 92, eine Notiz, worin J. Disse über hierhergehörende noch nicht veröffentlichte Beobachtungen berichtet, die Dr. Kallius mit der Golgi'schen Methode angestellt hat. Kallius konnte

auch freie Faserverästelungen in der Riechschleimhaut nachweisen, ausserdem fand er aber, was besonders wichtig erscheint, in der Regio respiratoria jene unverästelten, bis zur Oberfläche des Epithels aufsteigenden und dort mit einem Knötchen endigenden Formen auf, die ich und Cajal beschrieben hatten. Er zweifelt demnach nicht daran, dass auch die letzteren Fasern dem N. trigeminus angehören.

IV.

ÜBER

OBERFLÄCHLICHE NERVENZELLEN

IM

RÜCKENMARKE DES HÜHNCHENS.

Im Rückenmarke eines neuntägigen Hühnchens, worin die Imprägnation der Nervenzellen besonders gut ausgefallen war, beobachtete ich eigentümlich verlagerte Kommissurenzellen, wie sie bisher, so viel ich weiss, weder beschrieben noch abgebildet worden sind. In der beistehenden, aus zwei Präparaten zusammengestellten Figur sind einige davon wiedergegeben. Die fraglichen Zellen zeichnen sich durch ihre besondere Lage aus: sie verlassen das Vorderhorn und betten sich in die weisse Substanz ein, im Grenzgebiet zwischen Vorder- und Seitenstrang, ja dieser Vorgang der centrifugalen Verlagerung kann so weit gehen, dass sie ganz bis zur Oberfläche hinausrücken. Ist dies der Fall, so nehmen sie eine merkwürdige Gestalt an, indem sie sich unter Verlust ihrer Dendriten geradezu schuppenartig abplatten — auf dem Querschnitte erscheinen sie natürlich als dünne Stäbchen — so dass gutes Glück dazu gehört, sie auf den ersten Blick als Nervenzellen erkennen zu können; dieses gute Glück muss darin bestehen, dass sich auch ihr Nervenfortsatz imprägniert hat, und zwar so vollkommen, dass man ihn bis zur vorderen Kommissur verfolgen kann. Ein solches [mitsamt seinem Fortsatze imprägniertes randständiges Exemplar ist in der Zelle *a* der beistehenden Fig. 4 abgebildet. Wir sehen im lateralsten, von den Vorderwurzeln durchsetzten Teil der Vorderstränge, ganz auf der Oberfläche, in Berührung mit der Pia mater ein schmales variköses Stäbchen, so gelagert, dass es ein Stückchen des Konturs des Rückenmarkes darstellt, das sich dadurch als Nervenzelle zu erkennen giebt, dass es sich an seiner medialen Spitze in einer Nervenfaser fortsetzt, die eine kurze Strecke noch medianwärts auf der Oberfläche hinzieht,

um sich aber bald rechtwinkelig umzubiegen und durch den Vorderstrang und auch die medialen Randgebiete des Vorder-

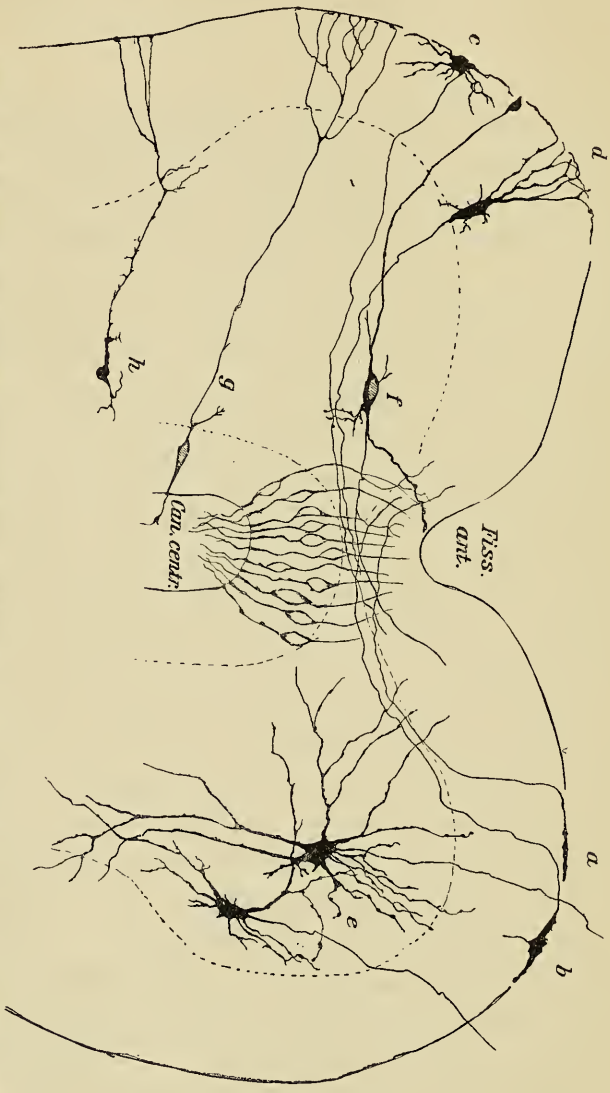


Fig. 4. Aus dem Rückenmarke des 9tägigen Hühnchens mit randständigen Kommissurenzellen. *a, b, c, d* = verschiedene Formen derselben; *e* = motorische Zellen; *f* = Kommissurenzelle mit eigentümlichem, bis zur Oberfläche vordringendem Dendritenfortsatz; *g* = Ependymzelle; *h* = Gliazelle. *Fiss. ant* = ventrale Längsfissur; *Can. centr.* = Centralkanal.

horns hindurch bogenförmig in die vordere Kommissur und durch diese in den Vorderstrang der entgegengesetzten Seite

einzutreten. Hier haben wir es mit der extremsten Form jener dislocierten Zellen zu thun; schon bei der daneben befindlichen Zelle *b* ist der Zellkörper etwas plumper und ragt mit einem niedrigen, eckigen Vorsprung etwas in die weisse Substanz hinein; auch ist schon ein kurzer, unverzweigter, nach innen gewendeter protoplasmatischer Fortsatz vorhanden. Der Nervenfortsatz verhält sich wie bei Zelle *a*. Dem gewöhnlichen Zelltypus nähert sich schon Zelle *c*; sie zeigt eine rundliche Form und gehört nur mit einem kleinen Abschnitt ihres Umfanges der Oberfläche an; mit Ausnahme dieses freiliegenden Stückchens entwickelt nunmehr die ganze Oberfläche eine Anzahl teilweise verzweigter Dendriten, die innerhalb der weissen Substanz nach allen Richtungen hin auseinanderstrahlen, aber alle schon nach kurzem Verlauf endigen. Die am meisten peripherisch gelegenen laufen tangential auf der Oberfläche.

Eine viel weniger verlagerte Form tritt uns in Zelle *d* entgegen. Sie gehört nunmehr der innersten, an die graue Substanz stossenden Abteilung des Vorderstranges an und berührt mit ihrer inneren Spitze schon den Rand des Vorderhorns. Die Zelle ist spindelförmig, mit der Achse nach der Peripherie hin gerichtet, gleichsam als ob sie durch jene dislocierende Kraft in entsprechendem Sinne beeinflusst worden wäre. Von der inneren Spitze entspringt der Nervenfortsatz; die beiden Seitenflächen entwickeln nur spärliche, kurze Ästchen, die eigentlichen Dendriten zweigen sich büschelförmig vom äusseren Pol ab; sie entspringen mit drei Stämmchen, die sich aber wiederholt gabelförmig verzweigen, wobei die Äste spitzwinklig divergieren; so gewinnt die ganze Verästelung eine federbuschartige Gestalt. Die Äste erreichen bald die Oberfläche und nun biegen ihre Endstücke und letzten Teilungsäste in die Tangentialebene um und laufen ein Endchen die Oberfläche entlang. Dieses Verhalten erinnert genau an die Verhältnisse im Rückenmarke der Eidechse (R. y Cajal), des Frosches (Cl. Sala) und

des Rochens (s. meine obenstehende Arbeit), wo die Dendriten der motorischen Vorderhornzellen, die hier vielfach bis zur Pia mater hinausziehen, durch ihre umgebogenen Endstücke auf der Oberfläche gleichfalls ein tangentiales cirkummedulläres Geflecht bilden. Die Zelle hat sowohl durch ihre Form wie auch durch die Ursprungsweise ihrer Dendriten einige Ähnlichkeit mit einer Gliazelle und man könnte sie bei einer flüchtigen Untersuchung mit einer solchen verwechseln, auch bei den Gliazellen der weissen Substanz strahlen die Ausläufer büschelförmig nach der Peripherie hin; die Gegenwart des Nervenfortsatzes kennzeichnet sie natürlich sofort in ihrer wahren Eigenschaft als Nervenzelle, aber abgesehen hiervon unterscheidet sie sich von den Gliaelementen schon durch die stärkere Entwickelung des Zellkörpers, sowie durch das Verhalten der Fortsätze auf der Oberfläche, denn die peripherischen Ausläufer der Gliazellen zeigen nie derartige tangentiale Umbiegungen unter der Pia mater, sondern endigen daselbst stets mit charakteristischen Endknötchen.

An der Figur ist noch in der Nähe der vorderen Kommissur eine spindelförmige, querliegende Kommissurenzelle wiedergegeben *(f)*, die insofern vom gewöhnlichen Typus abweicht, als sie an ihrer lateralen Spitze in einen derben protoplasmatischen Ausläufer fortläuft, der in recht gestrecktem Verlauf, bis zuletzt ungeteilt, durch die graue und weisse Substanz hindurch zur Oberfläche des Rückenmarkes hinauszieht, wo er zuletzt mit einem auffallend starken Knötchen endigt. Der Nervenfortsatz giebt noch vor der Kommissur zwei Kollateralästchen ab, die — und dies scheint von besonderem Interesse — in die weisse Substanz, speziell in den medialsten Teil der Vorderstränge eindringen. Weitere Bestandteile der Figur sind noch: zwei motorische Vorderhornzellen *(e)*, mehrere Ependymzellen *(g)* mit auffallend langen, teilweise an ihrer Spitze geteilten Stiftchen und eine Gliazelle *(h)* von noch etwas primitivem Typus des Zellkörpers, indem die „sekundären" Äste noch nicht angelegt sind.

Es fragt sich nun, entspricht die oberflächliche Lage jener Kommissurenzellen lediglich einem embryonalen Verhalten, d. h rücken sie später wieder in die Vorderhörner zurück, oder handelt es sich hier um eine definitive Zellform? Dies lässt sich natürlich solange nicht entscheiden, bis nicht auch das Rückenmark des erwachsenen Huhnes auf die mögliche Gegenwart dieser Zellen hin untersucht ist, wobei auch gewöhnliche Färbungen hier zu einem Ergebnis führen dürften. Es ist daher nur ein Wahrscheinlichkeitsschluss, wenn wir behaupten, dass es sich um definitive Formen handle. Der Vorgang der centrifugalen Herauswanderung vom Centralkanale her spielt in der histogenetischen Entwickelung des Rückenmarkes eine grosse Rolle; sowohl die Nervenzellen wie die Gliazellen entstehen in den innersten Schichten des Markes und gelangen im Laufe der Entwickelung in dessen peripherische Gebiete. Auch die Kommissurenzellen zeigen diese Art der Entstehung und so lässt sich das Hinausrücken bis zur Pia mater unschwer als Steigerung eines normalen Embryonalvorganges verstehen. Nirgends sehen wir aber, dass die herausgewanderten Zellen wieder zurückgehen, dies ist weder an Nerven- noch an Gliaelementen der Fall. Wie sollte auch eine Zelle gegen den Strom der hinausstrebenden Elemente wieder in die Vorderhörner aufgenommen werden? Möglichkeiten lassen sich hierfür freilich aufstellen, auf Wahrscheinlichkeit wird aber wohl keine davon Anspruch erheben dürfen.

Eine andere Frage ist, ob wir es mit konstanten Bildungen oder mit gelegentlichen Deserteuren zu thun haben? Auch hier vermag ich keine bestimmte Erklärung abzugeben, neige mich aber eher der ersteren Annahme zu. Sporadische Nervenzellen inmitten der weissen Substanz sind ja auch bei ausgebildeten Tieren keine unbekannte Erscheinung; an einer anderen Stelle, und zwar in dem hinteren Teil der Seitenstränge, in dem einspringenden Winkel zwischen Vorder- und Seitentrang, kommen

sie ja bekanntlich bei Säugern häufig vor[1]). Hier möchte ich einschalten, dass ich in der jüngst erschienenen bündigen Zusammenstellung R. y Cajal's[2]) eine Bemerkung finde, die darauf hinzuweisen scheint, dass dieser Forscher auch schon den hier mitgeteilten ähnliche Beobachtungen gemacht habe. Der Passus lautet: „Unlängst gelang es mir, in der äusseren Zone des Seitenstranges (im Halsteil von 16tägigen Hühnerembryonen) echte spindelförmige, sagittal gelagerte Nervenzellen nachzuweisen,. deren verästelte Fortsätze mit peripherischen Kollateralen in Berührung traten."

In funktioneller Hinsicht bilden die hier beschriebenen peripherischen Zellen kein Kuriosum, nachdem wir wissen, dass es, wenigstens bei der Eidechse (Cajal), dem Frosche (Cl. Sala) Kollateralen der Längsfasern giebt, die nicht wie die anderen, in die grauen Hörner eindringen, sondern im Gegenteil sich nach aussen, nach der Peripherie hin wenden, um sich innerhalb der weissen Substanz bis zur Pia mater hin zu verzweigen; höchst wahrscheinlich sind diese Kollateralen auch beim Hühnchen vorhanden. Nach Cl. Sala sollen sogar beim Frosche, wie schon in einem vorhergehenden Aufsatze besprochen, einige Stammfasern selbst am Rande des Rückenmarkes durch Aufsplitterung in Endbäumchen ihr Ende finden. So ist denn die Möglichkeit durch mehrere Einrichtungen gegeben, dass Erregungsvorgänge jenen excentrisch gelagerten Kommissurenzellen mitgeteilt werden, die sie dann durch ihren Nervenfortsatz auf die andere Markhälfte übertragen können und so nehmen denn die in Rede stehenden Zellen gegenüber den innerhalb der grauen Substanz gelegenen in physiologischer Beziehung keine Sonderstellung ein.

[1]) S. darüber genauer: M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1892, p. 112.

[2]) S. Ramón y Cajal, Nuevo Concepto de la Histologia de los Centros nerviosos. Barcelona, Heinrich y Cª, 1893, p. 63.

V.

ÜBER

GOLGI'SCHE KOMMISSURENZELLEN.

In dem vielcitierten Aufsatz[1]), worin Golgi seine gesamten das Rückenmark betreffenden Mitteilungen zusammengestellt und in deutscher Sprache veröffentlicht hat, beschreibt der berühmte italienische Forscher eine Gattung von Kommissurenzellen, deren Nervenfortsatz, abweichend von dem Verhalten desjenigen der an- deren analogen Elemente, nicht in die weisse Substanz übergehe, sondern sich gleich innerhalb der grauen Substanz der anderen Rückenmarkshälfte aufzweige. Die hierauf bezügliche Stelle lautet folgendermassen: „Ich muss noch hinzufügen, dass ich nicht immer die Überzeugung habe gewinnen können, dass die Nervenfortsätze, welche die Kommissur durchziehen, sich direkt mit den Marksträngen der anderen Seite in Verbindung zu setzen suchen (d. h. den Vordersträngen und den Vorderseitensträngen); in mehreren Fällen fand ich auch, dass der Nervenfortsatz nach seinem Durchtritt durch die Kommissur sich in zahlreiche Fibrillen auflöste und in dem Nervennetz der grauen Substanz aufging. In diesem Punkte behalte ich mir vor, weitere und eingehendere Untersuchungen anzustellen".

Seit dieser ersten kurzen Mitteilung Golgi's vergingen mehrere Jahre, und weder er selbst, noch aber einer der Forscher, die sich seitdem mit der Untersuchung des Rückenmarkes mit der Golgi'schen Methode beschäftigt hatten, kam auf die hier angedeutete Zellform zurück. Erst in meiner im vorigen Jahre erschienenen Zusammenstellung findet sie sich wieder erwähnt

1) C. Golgi, Über den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 380.

und auch aus dem Rückenmarke[1]) eines 30 mm langen Pristiurusembryo bildlich dargestellt (Fig. 25). Ich hatte diese Zellgattung sowohl bei Pristiurus, wie auch bei neugeborenen Meerschweinchen und Kaninchen öfters beobachtet, während es mir nicht gelungen war, sie beim Menschen nachzuweisen. Ich bezeichnete sie als Kommissurenzellen mit kurzem Nervenfortsatz oder Golgi'sche Kommissurenzellen kurzweg.

v. Kölliker[2]) nennt die Zellform im II. Bande seiner Gewebelehre zweifelhaft, während sie Van Gehuchten in seiner soeben erschienenen Zusammenstellung[3]) ganz unerwähnt lässt.

Diese Zellgattung bildet aber, wie ich nach meinen seitdem fortgeführten Untersuchungen versichern kann, auch beim Menschen einen konstanten Bestandteil des Rückenmarkes. Es ist mir in letzter Zeit gelungen, mehrere Exemplare dieser Art in dem Rückenmarke einer 18 cm langen menschlichen Frucht, woran die Golgi'sche Methode so gut, wie noch nie, gelungen ist, darzustellen. Ich gebe hier eine Abbildung (Fig. 5), die eine solche Zelle aus dem Cervikalmark darstellt. Der Zellkörper liegt im rechten Vorderhorn; er ist von elliptischer Form, mit der Längsachse sagittal gestellt und zeigt in seinem Verästelungstypus das gewöhnliche Verhalten der Kommissurenzellen, indem er nur wenig und schwach verästelte aber recht lange und gestreckte Dendriten entsendet. Der an dem dorsalen Pol der Zelle entspringende Nervenfortsatz durchsetzt in gewohnter Weise unter zierlichen Schlängelungen die vordere Kommissur, zieht dann, auf der anderen Seite angelangt, eine Strecke am medialen Rande des Vorderhorns dahin, um sich aber bald in letzteres einzusenken und darin unter

---

1) M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, Berlin 1893, p. 103.

2) A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. II. Leipzig 1893, p. 102.

3) A. Van Gehuchten, Le Système nerveux de l'Homme. Lierre 1893.

Verzweigungen frei zu endigen. Noch vor seinem Eintritt in die graue Substanz giebt er zwei Nebenäste ab, die gleichfalls tief in das Vorderhorn eintauchen, sich teilweise noch weiter aufgabeln und schliesslich zwischen den medialen Vorderhornzellen mit freien Endspitzen endigen. Einer der Äste zeigt die

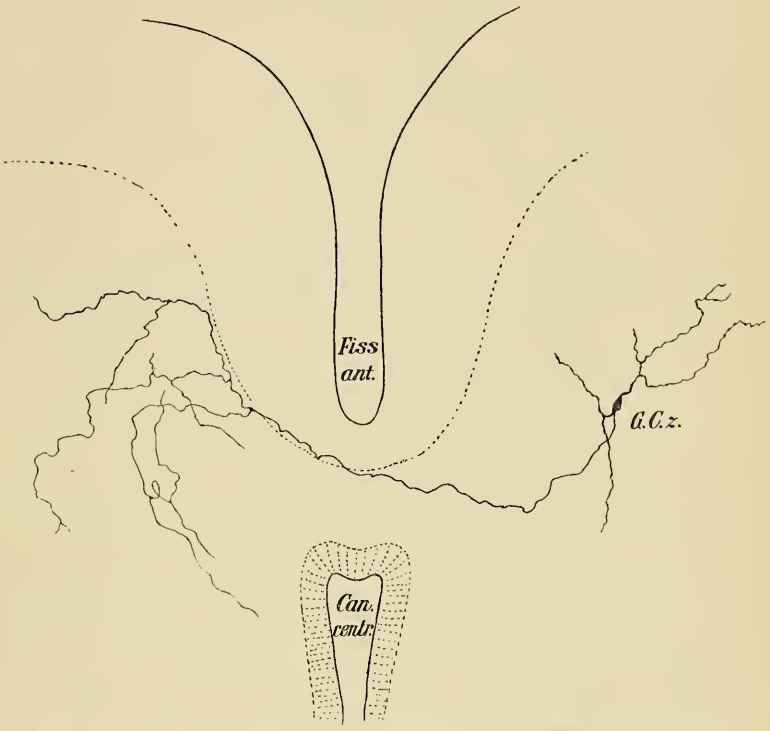


Fig. 5. Aus dem Halsteile des Rückenmarkes eines 18 cm langen menschlichen Embryos. *G. C. z.* = Golgi'sche Kommissurenzelle. *Fiss. ant* = vordere Längfissur; *Can. centr.* = Centralkanal.

Tendenz, gegen den Centralkanal hinzuziehen. Der Verästelungstypus des Nervenfortsatzes ist im ganzen ein recht einfacher, und lässt sich mit dem der Zellen vom II. Golgi'schen Typus, wie wir sie im menschlichen Marke an der Wurzel der Hinterhörner in so schönen Formen vertreten sehen, nicht ver-

gleichen, vielmehr erinnert er an die Verzweigungen der in die graue Substanz eindringenden Kollateralen. Man kann die Zellen mit den Golgi'schen nicht in eine Reihe stellen, vielmehr handelt es sich hier um eine Abart der gewöhnlichen Kommissurenzellen; während bei letzteren der Fortsatz erst nach kürzerem oder längerem Längsverlaufe in die graue Substanz einbiegt, erfolgt deren Eintritt hier schon in demselben Niveau, wo die Zelle selbst liegt. Die zwei Seitenzweige entsprechen offenbar Kollateralen. Die Zellform muss uns schon dadurch interessieren, dass an ihr die Endigungsweise des Nervenfortsatzes der Kommissurenzellen, die an den gewöhnlichen Formen mehr nur erschlossen werden kann, direkt klar zu Tage liegt.

Bei keiner Zellenkategorie des Rückenmarkes ist die unmittelbare funktionelle Rolle leichter zu bestimmen, als hier; sie besteht offenbar darin, Erregungen vom Zellkörper her über die Mittellinie weg auf Zellen zu übertragen, die zwar in der anderen Markhälfte, aber in derselben Querschnittshöhe liegen. Welcher Art diese Erregungen sind, lässt sich freilich nicht sagen. Ihre Erregungen empfangen die betreffenden Zellen wohl hauptsächlich aus Kollateralen der Vorder-Seitenstränge (die sensiblen Kollateralen dringen selten in die mediale oder „Kommissurengruppe" der Vorderhörner ein); die Zellen hingegen, an die sie sie abgeben, sind wohl in erster Reihe Strangzellen des Vorder- und Seitenstranges der entgegengesetzten Seite.

VI.

DIE ENDKNOSPEN DER BARBE UND DES AALES.

HIERZU TAFEL II.

In zwei kurzen vorläufigen Mitteilungen [1]) habe ich die im nachfolgenden darzulegenden Befunde bereits in nuce veröffentlicht. Ich hatte ursprünglich die Absicht, meine Untersuchungen auf weitere Tierformen und Species auszudehnen und ihnen dadurch eine umfassendere Gestaltung und grössere Abrundung zu geben. Berufsgeschäfte und anderweitige Arbeiten hielten mich indes hiervon bisher zurück und so möchte ich einstweilen, um die Veröffentlichung meiner Befunde nicht zu sehr zu verzögern, das, was ich an meinen Präparaten bei der Barbe und dem Aale sehe, ausführlicher als dies in jener ersten Mitteilung geschehen ist, darlegen.

Seit meinen kurzen Notizen hat freilich dieser Gegenstand an aktuellem Interesse etwas eingebüsst dadurch, dass die Frage nach der Endigungsweise der Nervenfasern in den Endknospen der Fische und Batrachier von Retzius [2]) einer gründlichen Untersuchung unterzogen wurde und die Thatsache der freien Termination der Fasern an jenen Gebilden, in deren Nachweis meine Mitteilung gipfelte, durch die mit den meinigen zusammentreffenden Beobachtungen des berühmten schwedischen Forschers über allen Zweifel erhoben wurde. Gleichwohl scheint es

---

[1]) M. v. Lenhossék, Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Verhandl. der Naturf.-Gesellschaft zu Basel, Bd. X, 1892. — Derselbe: Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat Anzeiger, Jahrg. VIII, 1893, p. 121.

[2]) Retzius, Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien. Biolog. Untersuchungen, neue Folge IV, 1892, p. 33.

mir nicht ganz ohne Interesse, auf diesen Gegenstand zurückzukommen, einmal, weil in der Retzius'schen Arbeit gerade die Barbe, das klassische Objekt für das Studium der Endknospen, nicht berücksichtigt ist, wozu zu bemerken ist, dass Anordnung und Form der Knospen je nach den einzelnen Species wechselt und so eine gesonderte Untersuchung aller Formen gerechtfertigt erscheint, andererseits aber mir in der Zungenschleimhaut des Aales gewisse interessante Verhältnisse entgegengetreten waren, die an den Golgibildern, die Retzius erhalten hat, nicht in der Deutlichkeit ausgeprägt zu sein schienen: es liegt mir daran, durch ausführliche Darlegung meiner diesen Punkt (nämlich die „Cupula") betreffenden Beobachtungen vielleicht andere Forscher dazu zu veranlassen, bei Gelegenheit von Untersuchungen an den Endknospen des Aales oder anderer Fische ihr Augenmerk auf dieses Gebilde zu richten, das sich mir so aufdringlich präsentiert hatte, dem aber bisher noch die Bestätigung von seiten anderer Forscher fehlt.

I. Geschichtlicher Rückblick.

Die Geschichte der kleinen Nervenendgebilde, von denen dieser kurze Aufsatz handelt, beginnt mit dem Jahre 1851, als Leydig[1]) in der Epidermis einiger Knochenfische eigentümliche knospenartige Zellenkomplexe beschrieb, die er durch den Reichtum der an sie herantretenden Nervenfasern als sensible Nervenendapparate erkannte. Über den inneren Bau der von ihm als „becherförmige Organe" bezeichneten Gebilde vermochte Leydig nichts weiter zu ermitteln, als dass sie aus länglichen, in ihrem Aussehen an glatte Muskelfasern erinnernden Zellen bestehen.

Erst zwölf Jahre später folgte die erste genauere histologische Analyse der Leydig'schen Organe aus der Feder Fr.

1) Fr. Leydig, Über die äussere Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. III, 1851, p. 1.

Eilh. Schulze's [1]). Schulze wies zunächst nach, dass ihr Hauptsitz nicht die Haut sei, wo Leydig zufällig auf sie gestossen war, sondern die Schleimhaut der Mundhöhle bis zum Pharynx herunter, hier vermisste sie Schulze bei keinem der untersuchten Fische, während er sie nur bei gewissen Fischarten in der Epidermis der Lippen, der Barteln und in der des Kopfes auffand.

Die Schilderung, die Fr. Eilh. Schulze vom feineren Bau der Organe entwirft, knüpft genau an die kurz vorher veröffentlichten Befunde seines Lehrers Max Schultze's, an der Riechschleimhaut an. M. Schultze hatte, wie bekannt, im Epithel der Regio olfactoria zweierlei Zellen aufgefunden: schmale, spindelförmige Elemente, „Riechzellen", deren fadenförmig verdünntes basales Ende er in Nervenfasern verfolgen zu können glaubte, und indifferente Stützzellen mit stumpfem unterem Abschluss, eine Darstellung, die bekanntlich in jüngster Zeit an der Hand unserer neuesten Methoden glänzend bestätigt wurde. Fr. E. Schulze's Untersuchungen führten ihn nun zu dem Ergebnis, dass auch in den Geschmacksknospen, deren feinere Verhältnisse er an der Gaumenschleimhaut der Schleie untersucht hatte, eine ähnliche Differenzierung in zwei Arten von Zellen obwalte. Die einen, die hauptsächlich in der Peripherie, sparsamer in den mittleren Partieen des Organes vorkommen, bestehen aus ziemlich breiten Cylindern, welche an der äusseren Oberfläche wie scharf abgeschnitten aufhören, nach innen zu in mehrere fingerförmige Fortsätze auslaufen. Sie stellen somit einfache Cylinderepithelzellen von allerdings ausserordentlicher Länge dar. Die andere Art findet man am zahlreichsten in den mittleren Teilen des Bechers. Es sind dies sehr dünne, stark lichtbrechende Elemente von ausgesprochener Spindelform, bei denen die stets ziemlich weit unterhalb der

[1]) F. Eilh. Schulze, Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. XII, 1863, p. 218.

Mitte gelegene Anschwellung den ovalen Kern beherbergt. An diese schliesst sich oben und unten ein stäbchenförmiger Teil an, die beide varikös sein können, häufiger ist indes der Fall, dass nur der untere, der Papille zugewandte Abschnitt von variköser Beschaffenheit ist, während der äussere noch ganz prismatisch erscheint. Schulze stellt nun diese Zellen mit den von M. Schultze entdeckten Riechzellen, sowie mit den von Axel Key in der Froschzunge gefundenen Geschmackszellen in eine Reihe und bezeichnet sie mit Wahrscheinlichkeit als Nervenendgebilde. Dadurch ist offenbar die Vermutung ausgesprochen, dass der untere variköse Zellfortsatz direkt mit einer Nervenfaser zusammenhänge. Den Zusammenhang konnte aber Schulze in keinem Falle mit Sicherheit beobachten, und er enthält sich auch hierüber jeder Andeutung.

Die Anschauungen, die Schulze entwickelte, beherrschen in der Folge fast die gesamte einschlägige Litteratur, und zwar nicht nur innerhalb der Tierklassen, auf die sich Schulze's Untersuchungen direkt bezogen — Schulze hatte in einer späteren Arbeit auch in den Geschmacksscheiben der Amphibienzunge eine ähnliche Struktur beschrieben — sondern auch in weiterem Rahmen. Nachdem nämlich Schwalbe und Lovén im Jahre 1867 in den Papillae foliatae und circumvallatae der Säuger augenscheinlich analoge Bildungen, die Schmeckbecher, entdeckt hatten, ist die Schulze'sche Darstellung auch auf dieses Gebiet übernommen worden und ist auch hier bis auf heute die herrschende geblieben. Ihre glänzendste Bestätigung erhielt sie durch die neuesten, mit der Golgi'schen Methode angestellten Untersuchungen.

Ohne auf Vollständigkeit irgend Anspruch zu erheben, möchte ich aus der nachfolgenden Litteratur, soweit sie sich auf die Endknospen der Fische bezieht, einige Arbeiten kurz referieren, die nach meiner Ansicht etwas Neues und Interessantes bringen.

Gleich die erste Arbeit, über die ich zu berichten habe, scheint mir der besonderen Beachtung wert, schon aus dem Grunde, weil darin Angaben enthalten sind, an die meine Befunde direkte Anknüpfungspunkte zeigen. Die Arbeit von Jobert und Grandry, die ich hier meine, findet sich in den Verhandlungen der Pariser Société de Biologie vom Jahre 1870 und bezieht sich auf die Endknospen der Lippenschleimhaut von Cyprinus carpio. Die Endknospen liegen auf hohen Cutispapillen, innerhalb deren Blutgefässe und markhaltige Nervenfasern emporziehen. An der Spitze jeder Bindegewebspapille, also an der Basis der Knospe, findet sich eine granulierte Masse, die mit stark lichtbrechenden Kernen besetzt erscheint. Durch Maceration während 24 Stunden in sehr schwacher Chromsäurelösung fanden die Verfasser, dass die Endknospen aus zweierlei Elementen bestehen: 1. aus peripherisch gelegenen langen Zellen, in der Mitte aufgetrieben und mit einem glänzenden Kern an ihrem oberen (??) Ende, 2. aus sehr feinen, stark lichtbrechenden Fasern von etwas verschiedenem Aussehen, die sich aus der granulierten Masse senkrecht erheben; diese Fasern sind die eigentlichen Endigungen der in die Papille eindringenden Nerven; — die peripherisch gelegenen Zellen der Knospen wären demnach nichts anderes als Schutzorgane, die dem Epithelium angehören. Die granulierte Masse ergiebt sich als von fibrillärer Beschaffenheit.

Ähnliche Befunde wurden von Jobert (ohne Grandry) an den Bartfäden von Mullus barbatus gewonnen. Aus den hier mehr abgerundeten Cutispapillen tritt ein fächerartig ausgebreitetes Bündel in die Epidermis und bildet gleich in der Nähe der Papille eine granulierte Masse, wie sie beim Karpfen beschrieben wurde; darauf ruht die Knospe. Vom Centrum der Masse erheben sich auch hier glänzende, variköse Nervenfasern, die in das Innere der Knospen eindringen.

In seiner ohne Grandry's Mitarbeiterschaft verfassten um-

fangreicheren Arbeit [1]) behandelt Jobert unter anderem auch die Endknospen der Fische in umfassender Weise. Die ausführlichste histologische Schilderung wird an die Befunde bei Mullus barbatus (Haut und Bartel) angeknüpft. Obgleich die Schilderung mit der soeben angeführten fast wörtlich übereinstimmt, mag sie hier mitgeteilt werden. An die Basis der Knospen treten 1—2 Nervenfasern heran und setzen sich mit einer körnig-fibrillären Masse in Verbindung, wie sie Jobert und Grandry schon bei den Karpfen nachgewiesen hatten. Aus dieser granulösen Substanz sieht man nun sehr feine, gleichartige Fasern sich erheben, die das Innere der „corps ovoides" betreten. Auf einem Querschnitt der mit Goldchlorid behandelten Knospen erkennt man im Cen trum wie feine schwarze Stäbchenquerschnitte, peripherisch ringsum die quergeschnittenen Zellen. Die Zellen, die Fr. E. Schulze als varikös beschrieben hatte, fand Jobert auch auf, zögert aber nicht, sie als gewöhnliche epitheliale Elemente zu bezeichnen. Sie sollen — wie überhaupt alle Zellgebilde der Knospen — lediglich der Stützfunktion dienen, nervös ist allein das Centrum des Körperchens, in dem sich ein von den Nervenendfasern und noch einer granulierten Masse ausgefüllter Hohlraum befinden soll. Diese Masse ist, ebenso wie die an der Basis der Knospe befindliche, bestimmt von nervöser Natur.

Jourdan [2]) untersuchte die Meerbarbe (Mullus barbatus) und den Gabelfisch (Peristedion cataphractum). Die Barteln von Peristedion sind mit zahlreichen Knospen übersäet, die sich aus zweierlei Zellen zusammensetzen; aus central gelagerten, faden-

---

[1]) E. Jourdan, Sur les organes du goût des poissons osseux. Comptes rendus, T. 92, 1881, p. 743.

[2]) M. Jobert, Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères, oiseaux, poissons et insectes. Annales des sciences naturelles. Sér. V, Tom. 16, 1872.

artig verdünnten, an denen nur der Kern eine Anschwellung bedingt, und peripherisch gelegenen, cylindrischen, die oben wie unten mit einer Platte endigen. Ähnliche Knospen finden sich in der Mundschleimhaut und im Pharynx. — Bei Mullus erscheinen die Knospen etwas grösser. Sie lassen denselben histologischen Bau erkennen, nur giebt Jourdan an, dass jene beiden Zellsorten „durch alle Übergangsformen miteinander verbunden sind". An der Basis einer jeden Knospe beschreibt Jourdan eine granulöse Masse (un amas granuleux), die er aus den varikösen Fortsätzen, in die sich die die Knospen zusammensetzenden Zellen unten zerfasern sollen, ableitet. In diese Masse tauchen die Nervenfasern ein, um sich darin der weiteren Verfolgung zu entziehen, und aus ihr erheben sich andererseits die Zellgebilde der Knospen. Jourdan hält die Knospen für Geschmacksorgane.

Todaro fand, laut einer vorläufigen Mitteilung [1]), die Endknospen bei einem Rochen, Trygon pastinaca, auf dem Zungenrudiment und der Gaumenschleimhaut auf. Fr. E. Schulze's Mitteilung aus dem Jahre 1863 scheint der Aufmerksamkeit dieses Forschers zunächst entgangen zu sein, denn die Gegenwart der „becherförmigen Organe" in der Mundschleimhaut eines Fisches wird als neuer Befund hingestellt. Der grösste Teil des kurzen Aufsatzes ist der Schilderung der Zellen des Epithels gewidmet, über die Struktur der „Schmeckknospen" wird nur soviel mitgeteilt, dass sie „aus zweierlei Arten von Zellen, aus Deckzellen und Geschmackszellen bestehen".

In einer bald darauf erschienenen umfangreichen Arbeit [2]) schildert dann Todaro mit aller Ausführlichkeit den feineren

1) F. Todaro, Die Geschmacksorgane des Rochen. Medizinisches Centralbl. 1872, p. 227.

2) F. Todaro, Gli organi de gusto e la mucosa boccobranchiale di Selaci. Roma 1873, und Les organes du gout et la muqueuse bucco-branchiale des sélaciens. Archives de zool. expérim. et gèn. Tome II, 1873, p. 534.

Bau der Mundschleimhaut der Selachier mit Berücksichtigung nun schon der gesamten einschlägigen Litteratur. Die Verhältnisse werden einzeln bei Rochen, Haifischen (Squalidae) und Chimären besprochen. Zuerst schildert Todaro die Oberflächenverhältnisse der Schleimhaut, deren Papillen und Leisten, die bei den Rochen am entwickeltesten sind, sodann folgt eine eingehende histologische Analyse des gewöhnlichen Epithels und zuletzt erst die Besprechung der Endknospen, die Verf. je nach ihrer Form in Geschmacksglocken und Geschmacksbecher einteilt. Zahlreiche markhaltige Nerven treten in jede Papille ein. Todaro schätzt sie beim Rochen auf je 1000. Die von Todaro Schmeckbecher genannten Endknospen sollen mit ihrem breiten Abschnitt nach der Oberfläche, ihrem stark verdünnten Hals zur Papille gekehrt sein; auch bei der anderen Form, den Geschmacksglocken, gehört die breite, horizontale Basis der Oberfläche an, während die Konvexität auf der Bindegewebspapille aufruht. Der histologische Bau beider ist ein gleichartiger; sie bestehen aus zweierlei Arten von Zellen: aus Stützzellen oder Deckzellen, die die peripherischen Teile der Organe bilden und in drei Schichten in der Höhe übereinander angeordnet sind; eine Reihe gehört dem unteren Teil, eine Anzahl von Zellen den Seitenwänden an, eine dritte Gruppe bildet den Deckel der Gebilde, — und aus den Becher- und Geschmackszellen; letztere liegen innerhalb der von den Deckzellen umschlossenen Höhle und zerfallen in spärliche (2—4 in jeder Knospe) Zapfenzellen (cellules à cône), mit kegelförmigem, dickem oberen Fortsatz und in Stäbchenzellen (cellules à batonnet). In den Geschmacksglocken giebt es nur Stäbchenzellen. Ihr oberer Fortsatz ist stäbchenartig und endigt oben entweder mit einem Köpfchen oder aufgefasert. Das untere Ende sowohl der Zapfen- wie der Stäbchenzellen setzt sich mit einer varikösen Fibrille in Verbindung, „semblable aux dernières fibrilles nerveuses", die an Isolationspräparaten eine längere Strecke verfolgt werden konnte. — Auch bei den Haifischen unterscheidet

Todaro Geschmacksbecher und -Glocken, nur findet er hier die Zahl der Geschmackszellen geringer und sind im Innern der Becher ausser den oben beschriebenen Elementen noch Schleimzellen vorhanden.

Die Untersuchungen Merkel's[1]) erstrecken sich über eine grosse Anzahl von Fischen. Es sollen hier nur diejenigen Angaben Erwähnung finden, die sich auf den feineren Bau, nicht aber die, die sich auf die topographische Anordnung der Knospen beziehen. Schon bei Cyclostomen, von denen Petromyzon untersucht wurde, soll die Epidermis namentlich am Kopf Endknospen von allerdings weniger abgeschlossener Form in sich begreifen. Sie bestehen aus lang ausgezogenen, spindelförmigen Elementen, die sich mit Osmium stärker färben als die gewöhnlichen Epithelzellen. Ihre seitlichen Grenzen sind nicht glatt, sondern greifen zackig zwischen die gewöhnlichen Epithelien hinein. Bei Zerfaserung lassen sich mehr cylindrische und exquisit spindelförmige Zellen unterscheiden. Obgleich der direkte Zusammenhang mit Nervenfasern nicht gesehen werden konnte, wird letztere Zellenart doch auf die Analogie mit anderweitigen Befunden hin als Nervenendzelle aufgefasst.

Viel differenzierter erscheinen die Endknospen bei den Selachiern, wo Merkel sie in der Mundschleimhaut untersucht hatte, indes als eigentliches geschlossenes Organ treten sie erst bei Mustelus in die Erscheinung, wo sie von cylindrischer Form sind. Am differenziertesten findet man sie bei Pristiurus; hier sind sie schon ebenso gestaltet, wie bei den meisten Knochenfischen, z. B. dem Karpfen. Die beiden Zellenarten, Deckzellen und Stäbchenzellen lassen sich bei allen Selachiern nachweisen.

---

[1]) Fr. Merkel, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880, p. 65.

Die höchste Ausbildung erreichen die Organe bei den Ganoiden und Knochenfischen. In Betreff des histologischen Baues schliesst sich Merkel ganz der Schilderung Fr. Eilh. Schulze's an. Die Stäbchenzellen sind sehr schlank und gleichen am meisten den in der Retina vorkommenden Elementen der äusseren Körnerschichte. Der peripherische Fortsatz, das Stäbchen, hat einen grösseren Durchmesser, als der mehr fadenförmig dünne centrale; der letztere endigte an den Präparaten stets abgebrochen und ungeteilt. Was die über die Epidermis hervorragenden Härchen betrifft, so sind daran nach Merkel sowohl die Stäbchenzellen, wie auch die Stützzellen beteiligt. — Die Stützzellen sind bandartig platt, oft von beträchtlicher Dicke und endigen unten manchmal in mehrere Fortsätze zerfallen, ein anderes Mal mit unregelmässigen Platten versehen und wie zerrissen erscheinend. Ihre basalen Fortsätze werden oft von einer spärlichen Menge einer granulierten Substanz umgeben, „die aber in keiner Weise mit der von Jobert beschriebenen übereinstimmt, sondern ganz den Granulis gleicht, wie sie als Reste aus der Entwickelungszeit an manchen Stellen beobachtet werden." Die Knospen sind lediglich aus Zellen zusammengesetzt, ein centraler, von granulierter Substanz ausgefüllter Binnenraum, wie ihn Jobert beschreibt, ist nicht vorhanden. Was den Zusammenhang der Stäbchenzellen mit Nervenfasern betrifft, so konnte er zwar nicht dargestellt werden, da man aber einerseits mit Gold oder Osmium leicht die Nervenfasern bis ins Innere der Endknospen hinein verfolgen kann, andererseits die centralen Enden der Stäbchenzellen ganz das Aussehen von Nervenfasern haben, „so darf man ohne Scheu den Zusammenhang als bestehend ansehen." — Schliesslich beschreibt Merkel die Beziehungen der Körper zu der sie umgebenden Epidermis und ihre Lokalisation bei den verschiedenen Fischen. In der Mundschleimhaut wurden sie nie vermisst; nur bei einigen der untersuchten Species fanden sie sich auch

in der äusseren Körperbedeckung vor. Das beste Objekt zur Untersuchung der Endknospen bilden die Barteln, über die man die Knospen meistens regellos zerstreut findet. Merkel schreibt den Endknospen im Gegensatze zu Fr. Eilh. Schulze nur die Vermittelung der Tastempfindung zu; als wahre Geschmacksorgane lässt er nur die Endknospen der Säugetierzunge gelten.

Im Jahre 1879 kam Leydig[1]) auf die von ihm entdeckten becherförmigen Organe der Fische zurück und fasste nun auch ihre feinere Struktur in's Auge. Zur Untersuchung dienten Hecht, Barsch, Kaulbarsch, Karausche und Aalraute. Leydig unterscheidet Rindenzellen und innere Zellen. Die Rindenzellen zeigen einen untersten feinkörnigen Teil, der den Kern birgt, weiter oben eine leichte bauchige Anschwellung, die einen hellen, vakuolenartigen Inhalt zeigt, dann einen stabförmig verengten Teil, woran sich die „Borste" anschliesst. Die Zellen der Mitte sind kürzer, granulärer, birnförmig. Oben sind sie wie durch ein Deckelchen geschlossen; sie besitzen keine Borsten, wohl aber sitzt ihrem freien Ende ein Knöpfchen oder Spitzchen auf von stärkerem Lichtbrechungsvermögen. Über die von Jobert beschriebene „feinkörnige Substanz" an der Basis der Knospen ist Leydig nicht in's Klare gekommen, doch meint er, dass sie durch die aufgefransten unteren Enden der Zellen hervorgerufen werde, „vielleicht unter Mitwirkung der aus der Papille getretenen Achsencylinder der Nervenfasern." — Die Mündung der Becher präsentiert sich immer als trichterförmige Vertiefung des Epithels, was Leydig nach wie vor auf eine Kontraktion der Nervenendorgane zurückführt. — Einen direkten Übergang von Nervenfasern in die Zellen konnte Leydig

1) F. Leydig, Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschrift zur Feier des 100jährigen Bestehens der Naturf.-Gesellsch. in Halle. 1879, p. 150.

nicht nachweisen. Zwar gewahrte er manchmal, nach Abtrennung des Epithels, frei aus den Papillen hervorstehende Achsencylinder und bezeichnet es auch als wahrscheinlich, dass sie in die aufgefransten Enden der Zellen übertreten mögen, doch konnte er etwelche Sicherheit hierüber nicht erlangen. Übrigens meint er, dass in der Art der Nervenendigung sich je nach den Gattungen Verschiedenheiten ausprägen [1]).

Die Golgi'sche Methode wurde zur Untersuchung der Endknospen der Fische wohl von mir selbst [2]) zuerst angewendet. Ich sehe von der Darstellung des Inhaltes meiner vorläufigen Mitteilungen ab, da er im Nachfolgenden ausführlicher dargelegt werden soll und möchte nur hervorheben, dass darin zuerst mit aller Bestimmtheit der Nachweis geführt wird, dass die Endigungsweise der Nervenfasern an den kleinen Nervenendgebilden eine freie ist.

Bald danach erschien die interessante schon oben citierte Arbeit von Retzius [3]). Die Untersuchungen des schwedischen

---

[1]) Ich darf hier wohl von einer Besprechung der interessanten Arbeit J. Maurers: Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen, und deren gegenseitige Beziehungen, Morphologisches Jahrbuch, Bd. 18, 1892, p. 717 — absehen, da sie mehr auf eine morphologische Vergleichung und Beurteilung der Nervenendapparate, als auf deren direkte histologische Analyse den Schwerpunkt legt, überdies die vorhandenen thatsächlichen Angaben, soweit sie sich auf die Endknospen der Fische beziehen, mehr embryologischen Charakters sind. Bezüglich der von Maurer vertretenen Anschauung möchte ich nur soviel bemerken, dass für mich die Thatsache, dass in den Nervenendapparaten der Fisch- und Amphibienhaut jedenfalls schon in der ersten Anlage specifische Sinneszellen enthalten sind, wodurch sie sich in den nervösen Apparat des Organismus als Glieder einfügen, in den Haaranlagen hingegen nur einfache epidermale Zellen, so ausschlaggebend ist, dass ich mich nicht entschliessen könnte, mich dem Gedankengange Maurers anzuschliessen.

[2]) M. v. Lenhossék, Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Verhandl. d. Naturf.-Gesellschaft zu Basel. Bd. 10, 1892.

[3]) G. Retzius, Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien. Biol. Unters., Neue Folge IV, 1892, p. 33.

Forschers wurden an einer Gobiusart sowie an der Haut und Mundschleimhaut des jungen Aales angestellt. Bei beiden fand Retzius nur freie Endigungsformen. Bei Gobius tritt ein dickerer Nervenzweig zur Basis der Knospen; die Fasern breiten sich hier flächenhaft zu einem dichten Plexus aus, der von der Seite her als ein körniger, massiger Streifen erscheint, und schicken dann variköse Fäserchen an den Seiten der Knospen hinauf, die bald höher, bald tiefer mit freien Spitzen endigen. Intragemmale Fasern hat Retzius bei Gobius nicht wahrnehmen können. — Beim jungen Aale breitet sich das Nervenbündel an der Knospenbasis gleichfalls aus, um seine frei endigenden, verzweigten Äste um die Knospen herum fast bis zur Oberfläche zu schicken. Eine cupulaartige Scheibe war nicht immer vorhanden, sondern oft nur ein um die Knospe verzweigtes Geflecht.

In dem unlängst erschienenen V. Band seiner Biologischen Untersuchungen[1]) bespricht Retzius den Bau der Endknospen, die Schneider in der Schleimhaut des Branchialraumes von Petromyzon beschrieben hat und die nun Retzius wieder auffand und mit der Golgi'schen Methode auf ihre feinere Struktur untersuchte. Sie bestehen nur aus einer Zellform: aus hohen, schmalen Cylinderzellen, die unten abgestutzt, ohne Verbindung mit Nervenfasern, endigen und am äusseren Ende ein Härchen tragen. Zwischen den Zellen befindet sich ein glänzendes, gelbliches Pigment. Die Nerven dringen nicht zwischen die Zellen hinein, sondern verzweigen sich rings um die Knospen herum im Epithel.

II. Eigene Untersuchungen.

1. Endknospen der Barbe. Seit den Untersuchungen Fr. Eilh. Schulze's, Jobert's und Merkel's gelten Barteln,

[1]) G. Retzius, Über Geschmacksknospen bei Petromyzon. Biolog. Unters., Neue Folge V, 1893, p. 69.

Lippen und Gaumenschleimhaut der Barbe mit Recht geradezu als klassisches Objekt zum Studium der Endknospen, wegen des erstaunlichen Reichtums, den diese Lokalitäten an den kleinen Nervenendgebilden aufweisen. Ich kann hierzu als weiteren Vorzug noch die Leichtigkeit hinzufügen, mit der sie der Imprägnation unterliegen. Bei den zahlreichen Versuchen, die ich vorgenommen habe, versagte die Methode (und zwar die einfache, bei dreitägiger Einwirkung der Osmio-bichromlösung) kein einziges Mal ganz.

Die Anordnung der Knospen ist an den bezeichneten drei Stellen eine etwas andere. Ich beginne mit der Darstellung der Barteln, über die die ausführlichste Darstellung von Jobert bei Cyprinoiden gegeben wurde.

In der Achse einer jeden Bartel, oft aber auch in etwas exzentrischer Lage erkennen wir ein verhältnismässig sehr starkes Nervenbündel, das, wie es schon seit den Untersuchungen G. Buchner's bekannt ist, einen Ast des N. trigeminus darstellt. Es besteht aus markhaltigen Fasern, die sich mit Osmium stark schwarz färben. Ich habe es als Bündel bezeichnet, doch muss ich bemerken, dass es nicht von überall ganz geschlossener Beschaffenheit ist, sondern mehr oder weniger zu kleineren und grösseren sekundären Bündelchen auseinandergedrängt erscheint, und zwar teils durch Bindegewebe, glatte Muskelfasern, teils durch Blutgefässe oder richtiger durch Blutlakunen, die sich netzförmig um die Bündel herum verbinden und eine mächtige Entwickelung zeigen. Auch von aussen ist das axiale Nervenbündel von diesem kavernösen System umgeben. In Übereinstimmung mit Desmoulins und Magendie fasse ich die Blutlakunen als ein erektiles Gewebe auf und glaube, dass sie dazu dienen, die Barteln in der Längsrichtung auszustrecken und sie vielleicht durch Spannung des Epithels empfindlicher zu machen. An manchen von meinen Präparaten haben

sich auch die Nerven dieser lakunären Blutgefässe geschwärzt und diese erscheinen dann wie umgeben von Fasern. Nun folgt ein doppelter, aus glatten Zellen bestehender Muskelschlauch: innen die Längsfasern, aussen die cirkulären. Die Längsbündel zeigen eine unregelmässigere Anordnung, sind oft nur einseitig oder sichelförmig entwickelt, oder wenn sie auch einen vollkommenen Ring bilden, auf der einen Seite viel breiter als auf der anderen. Gegen die Spitze hin scheint die Längsschichte zu fehlen. Die schmale Cirkulärfaserschichte hingegen ist scharf begrenzt, bildet einen gleichmässigen Ring und tritt mit ihrem aus den Lakunen und dem Nervenstrang bestehenden Inhalte auf dem Querschnitte als eine selbständige, von der Schleimhaut nur locker umhüllte Bildung hervor. — Die Schleimhaut besteht aus drei Schichten: dem Epithel, einer aus straffem Bindegewebe bestehenden Tunica propria und einem lockeren Bindegewebe, das sie mit dem cirkulären Muskelschlauch verbindet. Die Submucosa ist an zwei einander gegenüberliegenden Stellen sehr erweitert durch starke Nervenbündel, die in ihr in der Längsrichtung der Bartel verlaufen, sowie auch durch Blutgefässe, die hier auch eine lakunäre Beschaffenheit zeigen können. Dadurch gewinnt der Querschnitt eine elliptische Form. In ihrer tiefsten Lage enthält sie abgeplattete Pigmentzellen. Die Grenzlinie zwischen Bindegewebe und Epithel ist nicht gerade, sondern zackig, arkadenförmig, letztere ragt in Form bald schmaler bald breiter Papillen hoch, bis nahe zur Oberfläche ins Epithel hinaus. Diese Bindegewebspapillen verteilen sich ungefähr gleichmässig auf den Umkreis des Querschnittes, ihre Zahl scheint mir 10—12 zu betragen. Die breiteren Papillen ziehen sich oben oft noch in zwei oder mehr Zacken aus, wodurch sekundäre Papillen entstehen. Die Spitze der Papillen endigt am Epithel wie abgeschnitten. Das Epithel selbst ist auffallend hoch, besteht aus zahlreichen Zellenlagen und zeigt auf seiner Oberfläche hügelförmige Vor-

sprünge, die sich bei der Betrachtung der Barteln von aussen schon mit freiem Auge, besser mit der Lupe als mosaikartige Felderung darstellen. Die Hügel entsprechen den Bindegewebspapillen. Die oberflächlichste Zellenlage ist stark abgeplattet, mit schwach färbbarem stäbchenförmigem Kern.

Im obersten Drittel des Epithels liegen nun die becherförmigen Organe oder Endknospen, senkrecht in das Epithel eingepflanzt, und zwar nicht gleichmässig angeordnet, sondern immer der Spitze der Papillen entsprechend. Jeder breiteren Papille entsprechen (auf dem Querschnitte) 2—4 Knospen, zu deren Basis die sekundären Papillen wie Ausläufer der Hauptpapille emporziehen. Die Basis der Endknospen sitzt direkt der — wie oben erwähnt — querabgeschnittenen Spitze der sekundären Papillen auf, ihr Hals mündet frei auf der Oberfläche des Epithels, in kleinen Vertiefungen. An gewöhnlichen Färbepräparaten kommt es manchmal vor, dass durch Schrumpfung des Epithels infolge der Alkoholeinwirkung die Knospenzellen mit ihren obersten stabförmigen Teilen aus dem Epithel in Form eines Zapfens hinausgedrängt werden. Solche Bilder hatten Leydig seiner Zeit veranlasst, den Knospen eine gewisse Kontraktionsfähigkeit zuzusprechen und sie aus glatten Muskelfasern bestehen zu lassen, indem er das Hinausragen der Knospenspitze als das Verhalten im Zustande der Ruhe, ihr Eingerücktsein ins Epithel als Ergebnis einer Kontraktion auffasste. Es ist mir nicht gelungen, weder an gefärbten Schnitten noch an Golgipräparaten, Härchen an den Knospenzellen nachzuweisen, doch scheint mir, dass in dieser Beziehung noch weitere Untersuchungen notwendig sind. Ein einzigesmal glaube ich ein Härchenbüschel aus dem Porus hinausragen sehen zu haben.

Anders liegen die Verhältnisse in der Gaumenschleimhaut. Diese erhebt sich sehr regelmässig in breite, durch senkrecht einschneidende enge Cirkularfurchen von einander ge-

schiedene Papillen, die am meisten an die Form erinnern, die die Leisten der Papilla foliata der Kaninchenzunge auf einem auf ihre Längsachse queren Schnitt zeigen. Die obere, horizontale oder sanft konvexe Wand geht rechtwinklig in die beiden senkrechten Seitenwände über. Eine breite Bindegewebspapille füllt die Schleimhautpapille aus; sie zerfällt oben ähnlich wie in den Barteln in eine Anzahl von sekundären Papillen. Auf diesen stehen dann die Enknospen. Sie sind hier viel zahlreicher, als an den Barteln, stehen geradezu dicht gedrängt neben einander, nehmen aber nur die obere Seite der Papillen in Anspruch. Ihre Zahl entspricht der der sekundären Papillen, auf deren Spitze sie stehen, und beträgt auf einem Querschnitte der Papille 6—10, je nach der Dicke des Schnittes. Die mittleren stehen senkrecht, die seitlichen zeigen, entsprechend der Konvexität der oberen Papillenfläche, eine schwache Schiefstellung. Ähnlich ist die Anordnung auch in der Lippenschleimhaut.

Die Knospen (Tafel II, Fig. 1) sind von länglicher Eiform und reichen, wie gesagt, oben bis zur Oberfläche, unten bis zur Spitze der empordringenden Bindegewebspapille. Die Knospen der Mundschleimhaut und Lippe scheinen mir etwas grösser und mehr von länglicher Form zu sein als die in den Barteln.

In jedem Präparate wird man zahlreiche Knospen mit imprägnierten Zellen finden. Die Imprägnation kann in der Weise erfolgt sein, dass sie alle Elemente einer Knospe ergriffen hat, in welchem Falle dann letztere ähnlich wie bei der Goldfärbung als massiver schwarzer oder dunkelbrauner Körper erscheint und selbstverständlich eine Analyse ihrer Bestandteile nicht gestattet. Dies ist aber der seltenere Fall. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle liegen die Verhältnisse günstiger, indem sich, der bekannten elektischen Eigenschaft der Golgischen Methode gemäss, nur eine Anzahl davon, am häufigsten 3—6 geschwärzt zeigen. Dann treten uns die Zellen wie an

einem Isolationspräparate und doch in situ mit grösster Klarheit entgegen.

Die Mehrzahl der zur Darstellung kommenden Zellen gehört der Kategorie der Sinneszellen an. Diese sind der Imprägnation ausserordentlich zugänglich, während die andere Zellsorte, die Stützzellen, sich nur selten imprägnieren. Man muss viele Knospen durchsuchen, bis man geschwärzte Stützzellen findet. Daraus wird man den Schluss ableiten dürfen, dass zwischen den beiden Arten in der That, bei den Fischen wenigstens, wie man das auch bisher annahm, mikrochemisch und wahrscheinlich auch physiologisch ein gewisser Unterschied besteht[1]) und namentlich, dass die Stützzellen sich mehr an die benachbarten gewöhnlichen Epithelzellen anschliessen, die auch nur sporadisch der Imprägnation unterliegen. Über das Zahlenverhältnis der beiden Gattungen, über den Anteil der Stützzellen an der Bildung der Knospen wird man freilich bei der Eigenart der Methode keinen Aufschluss gewinnen.

Betrachten wir zunächst die Stützzellen, von denen in der Figur 2 einige dargestellt sind. Es handelt sich um breite, plumpe, säulenförmige Zellen, die selten eine tief schwarze Färbung annehmen, sondern in der Regel einen kaffeebraunen, stellenweise unregelmässig wechselnden Ton aufweisen. Ihre Ränder sind in der Regel mit Einbuchtungen, Zacken versehen und etwas verschwommen. Nicht immer zeigt die Zelle von oben bis unten den gleichen Durchmesser, vielmehr lässt sie in der Mehrzahl der Fälle eine Verjüngung gegen das obere Ende hin erkennen. Im unteren Drittel liegt der Kern, der selten sichtbar wird und die Breite der Zelle nicht beeinflusst. Das

1) In den Geschmacksknospen der Säuger ist dieser Unterschied nicht so scharf ausgeprägt, wie hier. S. darüber meine soeben erschienene Arbeit: Die Geschmacksknospen in den Papillae foliatae der Kaninchenzunge. Würzburg, Stahel's Verlag, 1894.

untere Ende verhält sich in verschiedener Weise. In einem Teil der Fälle erscheint es wie abgeschnitten. Am häufigsten dürfte sein, dass es sich wie gefranst darstellt, wobei die minimalen Ästchen etwas auseinanderweichen. In einer Reihe von Fällen sehen wir dann den unteren Abschnitt des Zellkörpers durch tiefe Einschnitte in zwei oder drei ungleichmässige Lappen gespalten, die schief divergierend zur Basis der Knospen treten, um sich hier in kleine Zacken aufzusplittern. Wo die Schenkel auseinanderweichen, ist die Zelle am breitesten und hier beherbergt sie den Kern.

Welche Lage nehmen die Stützzellen innerhalb der Endknospen ein? Liegen sie bloss in deren äusseren Schichten, wie man es anfangs angenommen und durch die Bezeichnung „Deckzellen" gekennzeichnet hat, oder finden sie sich auch im Innern der kleinen Apparate? Dies habe ich einstweilen noch nicht bestimmen können; Horinzontalschnitte der imprägnierten Schleimhaut werden vielleicht hierüber Aufschluss gewähren.

Was mir zunächst auffällt, ist der Umstand, dass die Zellen sehr gestreckt stehen, dass sie die Biegungen, wie sie die Geschmackzellen erkennen lassen und wie sie auch der Form der Knospen entsprechen würden, vermissen lassen. Es scheint mir, als ob sich die Stützzellen der Knospen in der That von aussen her auflagerten, doch vermochte ich hierüber nicht zur Gewissheit zu gelangen.

Die Sinneszellen (Fig. 1) imprägnieren sich in zierlichster Weise als schlanke, zarte Gebilde. Durch ihre tiefschwarze Färbung und ihre äusserst scharfen bestimmten Ränder unterscheiden sie sich sehr auffallend von den Stützzellen. Der Kern kommt in der Mehrzahl der Fälle als verschwommener, hellbrauner Fleck zur Ansicht, bei vielen aber ist er durch das geschwärzte Zellprotoplasma spurlos verhüllt. Wie erwähnt, sind sie der Golgi'schen Methode sehr zugänglich und man kann ihre Verhältnisse besser,

als es bisher möglich war, studieren. Sie verhalten sich durch ihre leichte Zugänglichkeit dem Chromsilber gegenüber und durch die Art und Weise ihrer Färbung in der That wie Nervenzellen. Die besondere Substanz, die in der Substanz dieser das Chromsilber so energisch fixiert, ist auch in ihrem Zellkörper reichlich vorhanden. Wie man weiss, wirken sie auch auf das Gold in derselben Weise reduzierend ein, wie Nervenzellen. Nichtsdestoweniger darf man sie nicht als solche bezeichnen, denn sie entbehren dessen, was eine Zelle zur Nervenzelle stempelt: des Zusammenhanges mit einer Nervenfaser. Nie konnte ein solcher nachgewiesen werden, vielmehr ergab es sich mit aller Bestimmtheit, dass sie an der Basis der Knospe alle stumpf endigen, sei es einfach stabförmig, sei es mit einer kleinen Verdickung, die entweder knötchenförmig abgerundet oder füsschenartig in zwei Zipfel gezogen sein kann. Wenn auch ihr eigenartiger Charakter, die besondere Art ihrer Färbung es unzweifelhaft erscheinen lassen, dass man es in physiologischer Beziehung mit spezifischen Sinneszellen zu thun hat, so stellen sie doch in histologischer Beziehung nichts anderes, als eine besondere Gattung von Epithelzellen dar.

Es handelt sich um stark verdünnte, langausgestreckte Elemente von vorherrschend Spindelform. Je nach ihrer Lage innerhalb der Knospe erscheinen sie bald schwach gebogen, wobei die Biegung hauptsächlich dem untersten Teil, dem sich an den Kern anschliessenden, oft hakenförmig nach innen eingekrümmten „unteren Fortsatz“ zufällt. Aber auch die oberen Spitzen zeigen eine Konvergenz. Der Kern veranlasst an der Zelle durch den kegelförmigen Anschluss der übrigen Zellabschnitte an den kernhaltigen Teil eine spindelförmige Anschwellung. Er gehört stets dem unteren Drittel der Zelle an, kann aber innerhalb dieser Grenze weiter hinauf oder hinunter rücken. Die schmale stabförmige Beschaffenheit der übrigen Zellabschnitte rechtfertigt es, wenn man sie als „Fortsätze“ auf-

fasst. Der natürlich beträchtlich längere obere Fortsatz erscheint stets breiter als der untere. Übrigens ist seine Stärke verschieden je nach den einzelnen Zellen. Auch ist er nicht immer überall von gleicher Breite, vielmehr bilden geringe Kaliberschwankungen die Regel, und zwar können sie unregelmässig oder regelmässig in Form einer allmählichen Abnahme oder Zunahme nach oben hin ausgeprägt sein. In der Nähe des oberen Endes wird man aber stets eine schwache Verjüngung wahrnehmen. — Der kurze untere Fortsatz zeigt sich gegenüber dem oberen beträchtlich verdünnt, aber nie bis zu dem Masse, dass man ihn etwa mit einer Nervenfaser vergleichen könnte. Auch hat er bei dem Mangel an Varikositäten auch sonst keinen nervenfaserartigen Habitus. Ueber seine Endigungsweise s. oben. In den Fällen, wo sich der Kern in seiner Lage dem untern Zellenende nähert, kann sich der untere Fortsatz beträchtlich verdicken, tritt der Kern ganz bis an den Grund der Knospe herunter, so geht er natürlich spurlos in dem plumpen kolbenförmigen kernhaltigen Zellkörper auf.

Das Verhalten der Sinneszellen an ihrem oberen Ende konnte wegen des fast überall vorhandenen massenhaften Niederschlages nur selten verfolgt werden und ich muss, wie schon oben erwähnt, namentlich die Frage, ob haarartige Fortsätze vorhanden sind oder nicht, unentschieden lassen. In den Fällen, wo sich der Niederschlag erst oben eingestellt hatte, konnte ein Härchen oder Stiftchen nicht nachgewiesen werden, was freilich die Gegenwart eines solchen nicht ausschliesst. Die Zellen reichen oben nicht ganz bis zum Epithelniveau empor, so dass die Spitzen der Knospen in eine kleine näpfchenartige, gewöhnlich durch Chromsilber ausgefüllte Vertiefung, den „Knospenporus“ zu liegen kommen.

Die grosse Zahl der Endknospen bedingt auch einen überraschenden Reichtum der Schleimhaut an Nervenfasern. Überall, wo die Imprägnation gelang, sehen wir die Submucosa reichlich

durchsetzt von einem Geflecht von wellig verlaufenden Nervenfasern. Alle zeigen einen gegen das Epithel aufsteigenden Verlauf, doch ist das Wort „Geflecht" doch gerechtfertigt, indem sich ihre Bündelchen vielfach übereinanderlegen, ihre Elemente austauschen u. s. w.; erst in der Nähe des Epithels wird ihr Verlauf einfacher. Viele Fasern unterliegen während ihres Aufsteigens spitzwinkligen Teilungen, die sich wiederholen können. Man kann dabei die Teilungsäste einer Faser oft sehr bestimmt zu verschiedenen Knospen verfolgen, so dass man sagen darf, dass sich manche Nervenfasern durch ihre Verzweigung an der Innervation mehrerer nebeneinander befindlichen Geschmacksknospen beteiligen.

Aus diesem Geflecht treten nun an die Basis jeder Knospe wenigstens zwei, am häufigsten vielleicht 3—4, oft auch mehr ziemlich derbe Nervenfasern senkrecht, in parallelem Verlauf heran, und zwar bald beieinanderliegend, bald in geringen Distanzen von einander. Ihr Verhalten an der Knospe ist ein ausserordentlich regelmässiges und typisches (Taf. II, Fig. 3—6). Jede Faser unterliegt, sobald sie die Basis erreicht hat, einer Teilung in 3—4 Äste, die wie die Speichen eines Rades, von einem Punkte ausgehend horizontal auseinanderweichen, zuerst — die Basis der Knospen umgreifend — ein wenig nach aussen ziehen, dann aber entsprechend der Form der letzteren sich armleuchterartig nach oben umbiegen, um in stetem Anschluss an die Oberfläche der Knospen als steife, gerade, parallele und glatte Fasern bis zur freien Oberfläche konvergierend emporzuziehen. So erscheint eine jede Knospe wie eingepflanzt in einen förmlichen Korb oder Kelch von Nervenfasern, durch den ihre Oberfläche gleichmässig umspannt wird. Es ist zu betonen, dass das Wort „Korb" insofern unpassend ist, als es sich dabei durchaus nicht um eine netzförmige Umflechtung der kleinen Endapparate handelt, sondern vielmehr wie es aus den Abbildungen auf Taf. II ersichtlich, um eine sehr regelmässige, meridianartige Anordnung

der Fasern. Während ihres aufsteigenden Verlaufs teilen sich viele davon, namentlich ist die Stelle, wo sie aus der horizontalen Richtung in die senkrechte einlenken, der häufige Sitz von Teilungen. Die Zahl der Fasern, woraus je ein cirkumgemmaler Korb besteht, beträgt 8—12 oder noch etwas mehr. Besser, als aus vorstehender Beschreibung, wird man sich eine zutreffende Vorstellung von der interessanten Errichtung aus den Figuren bilden können, wozu bemerkt sein mag, dass die Fasern, die je an einer Knospe mit gleichem Farbenton angegeben sind, in verschiedenen Ebenen liegend, d. h. die Knospe ringsum kreisförmig umfassend, gedacht werden müssen. Dies hätte eigentlich durch verschiedene Farbentöne zur Darstellung gebracht werden sollen, woran mich nur die Schwierigkeit der technischen Ausführung verhinderte.

Die Endspitzen der Fasern kamen wegen des Niederschlages auf der Oberfläche der Schleimhaut selten zur Beobachtung. In den Fällen, wo die Verfolgung der Fasern bis zu ihrem Ende möglich war, zeigte es sich, dass sie hart bis zur freien Oberfläche emporziehen und dann um den Geschmacksporus herum mit freien Spitzen oder kleinen Terminalknötchen auslaufen.

Andere Äste als die die Knospen umgreifenden gelang mir nicht, im Epithel nachzuweisen. Die grosse Zahl der Knospen erklärt es, dass sie alle Fasern, die nur das Epithel betreten, an sich reissen und als regelmässige perigemmale Äste an ihre Oberfläche fesseln.

In das Innere der Knospen, zwischen deren Zellen hinein, dringt bestimmt keine Nervenfaser. Es scheint mir nicht überflüssig, dies besonders zu betonen, nicht nur, weil ich mich in dieser Beziehung in meiner ersten vorläufigen Mitteilung eines kleinen Irrtums schuldig gemacht habe, sondern auch deshalb, weil der Forscher, der meiner Ansicht nach von denjenigen, die sich in der vorgolgischen Periode mit den Endknospen der Fische befasst hatten, bezüglich der Nervenendigungen der Wahr-

heit am nächsten gekommen war, Jobert, hier auch einem Irrtum unterlag. Jobert hat schon die richtige Anschauung vertreten, dass die Knospen lediglich aus modifizierten Epithelzellen bestünden mit freien Nervenendigungen daran, doch schilderte er die Knospen als von einer epithelialen Rinde umgebene Hohlorgane, die von einer granulösen Masse ausgefüllt seien, in welche die von der Basis in die Knospen eintretenden Nervenenden sich einsenkten. Hier liegt nun entschieden eine Kombination von „Wahrheit und Dichtung" vor; die Knospen sind unzweifelhaft kompakte Gebilde, die in ihr Inneres keiner Nervenfaser Einlass gewähren.

Indes ist mit vorstehender Schilderung die Charakteristik des Nervenapparates der Knospen noch nicht abgethan; etwas blieb dabei noch unberücksichtigt, was auch dazu gehört. Prüft man den Basalteil der Knospen genau, so bemerkt man hier eine Ansammlung einer grobkörnigen Masse, die auch ohne jede Imprägnation, bloss durch die Chromosmiumfärbung deutlich zur Ansicht kommt und an keiner einzigen Knospe fehlt. Sie häuft sich gerade an der Stelle an, wo die zur Basis hinzutretenden Fasern sich in ihre strahlenförmige Äste auflösen. Was stellt diese granulierte Substanz dar? Die einfachen Chromosmiumbilder geben hierüber keinen Aufschluss und da mir bei der Barbe auch ihre Imprägnation nur äusserst selten und in unvollkommener Weise gelang, so wäre ich wohl nicht im stande über ihre Natur etwas bestimmtes auszusagen, wenn wir nicht in dieser Hinsicht die Befunde beim Aale befriedigende und ergänzende Aufklärungen gewährt hätten. Ich will daher die Beschreibung der Cupula oder Jobert'schen Scheibe — um die handelt es sich — erst beim Aale folgen lassen, und hier nur betonen, dass an den Endknospen der Barbe die Gegenwart dieses Gebildes, wenn auch selten, aber mit Bestimmtheit nachgewiesen werden konnte.

Geschmacksknospen des Aales. In der Mundschleim-

haut des Aales (meine Untersuchungen beziehen sich auf junge Exemplare von Conger vulgaris) stehen die Knospen viel spärlicher gesät als in der der Barbe, und zwar gruppieren sie sich nicht zu grösserer Anzahl in je einer Papille, wie es dort der Fall ist, sondern es erscheint eine jede von ihnen in einen besonderen Hügel eingeschlossen. Die Knospe füllt ihren Hügel nicht ganz aus, sondern ist noch von einer geschichteten Epithellage umgeben, mit Ausnahme ihrer Basis, wo die Nervenfasern an sie herantreten, und ihrer Spitze, die als Geschmacksporus in einer kaum wahrnehmbaren Delle am Gipfel des Hügels frei mündet. Auch ihre Gestalt weicht von der bei der Barbe geschilderten beträchtlich ab, indem sie nicht wie dort von ovaler Gestalt, sondern von ausgesprochener Flaschenform erscheinen, d. h. in einen schlanken, hohen, sich nach unten allmählich verbreiternden Hals und einen abgerundeten bauchigen Körper zerfallen.

Obgleich die Zellen, die die Knospen bilden, sich nur sehr selten imprägniert hatten, genügten doch diese wenigen Bilder vollkommen zum Nachweis, dass man es auch hier ausschliesslich mit modifizierten Epithelzellen und nicht mit richtigen Nervenzellen, die sich centralwärts in Nervenfasern fortsetzen, zu thun hat. Die imprägnierten Sinneszellen stellen sich als ausserordentlich schlanke schmale Zellen dar; der von einem spindelförmigen Zellkörper umfasste Kern liegt stets in dem untern, dem Körperteil der Knospe entsprechenden Abschnitte, aber innerhalb dieses Gebietes bald weiter hinauf, bald weiter hinab verlagert, wodurch auch hier geringe, unwesentliche Gestaltsunterschiede der Zellen hervorgerufen werden.

Die Stützzellen erscheinen mehr von breiter säulenförmiger Gestalt. Sowohl oben wie unten endigen an meinen Präparaten alle wie abgeschnitten.

In der bindegewebigen Schichte unter dem Epithel sieht man zahlreiche starke Nervenfasern horizontal mit welligen

Biegungen hinziehen, teils einzeln, teils zu Bündeln vereinigt. An den Stellen, wo eine Imprägnation eingetreten war, heben sich von ihnen einzelne Fasern senkrecht in das zwischen den Hügeln befindliche Epithel empor, um darin in eine schöne, flächenhaft ausgebreitete Endverästelung zu zerfallen, deren Zweige oft bis zur Oberfläche empordringen.

Auch an den Knospen ist die Nervenendigung stets eine freie und zwar erfolgt sie sowohl in Gestalt von Ästen, die sich in sehr regelmässiger Anordnung direkt an die Oberfläche des Organes anschmiegen wie auch durch Fasern, die sich etwas unabhängiger davon im Epithel um die Knospen herum unter dem Bilde eines cirkumgemmalen Geflechtes ausbreiten. (S. Taf. II, Fig. 7—10.)

Betrachten wir zunächst die erstere Art. Jede Knospe empfängt an ihrer Basis 2—4 oft ziemlich derbe ungeteilt und senkrecht an sie heransteigende Fasern, am häufigsten sind es nur zwei. Diese entziehen sich, an der Basis angelangt zunächst dem Blicke, indem sie hier in ein merkwürdiges, bisher wenig beachtetes Gebilde eintreten.

Fast an allen Knospen, wo einige Reaktion eingetreten ist, bemerkt man nämlich am unteren Pol, schon bei schwacher Vergrösserung, eine schwarz gefärbte, tellerförmig ausgehöhlte Scheibe, durch die ihre Basis napf- oder mützenförmig, wie etwa das Ei durch den sehr niedrig gedachten Eierbecher, wie die Eichel durch ihre Cupula umfasst erscheint.

Die zutretenden Nervenfasern gehen in das Gebilde mit kegelförmigem Ansatz, wie der Fuss des Eierbechers in den ausgehöhlten Teil, über. Die hellgelben Knospen gewähren mit ihren schwarzen Scheibchen, namentlich wenn sich mehrere nebeneinander gefärbt hatten, ein äusserst zierliches Bild, von dem die Figuren auf Tafel II eine Vorstellung vermitteln sollen.

In der schon erwähnten vorläufigen Mitteilung schlug ich für das merkwürdige Gebilde den Namen Cupula, den

ich dem Vergleich mit der Eichel entlehnt hatte, vor. Ich will die Bezeichnung auch hier beibehalten, will aber für diejenigen, denen sie wegen der Möglichkeit einer Verwechslung mit der Cupula terminalis Lang's bedenklich erscheinen möchte, als Synonym den Namen Jobert'sche oder Jobert- und Grandry'sche Scheibe empfehlen.

Diese beiden Forscher haben nämlich, wie es aus der historischen Einleitung ersichtlich ist, das in Rede stehende Gebilde unzweifelhaft, wenn auch nur in der unvollkommenen Weise, wie es eben die ihnen zur Verfügung stehenden Methoden erlaubten, gesehen und im Jahre 1870 auch beschrieben, Jobert hat es später auch abgebildet. Wären hierüber nach der Lektüre des den Gegenstand mit einigen Worten abfertigenden Textes noch Zweifel möglich, so müssen diese schwinden angesichts der die Endknospen der Barbe darstellenden Figur der Jobert'schen Arbeit, an der die Scheibchen zwar stark schematisiert aber mit unverkennbarer Identität dargestellt sind. Im Text beschreiben die beiden Forscher, wie wir sahen, an der Lippenschleimhaut des Karpfens, an der Spitze einer jeden Bindegewebspapille eine granulierte Masse, die mit stark lichtbrechenden Kernen besetzt und bei genauerem Zusehen wie von fibrillärer Beschaffenheit erscheine. Ähnlich lautet die kurze Beschreibung von den Barteln und der Lippenschleimhaut der Barbe, in der spätern, ohne Grandry's Mitarbeiterschaft verfassten Arbeit Jobert's. Auch Jourdan erwähnt an der Basis der Knospen eine körnige Masse, die sich offenbar mit dem fraglichen Gebilde deckt, die er aber auf die feinen Fäserchen zurückführt, in die sich die Zellen der Knospen an ihrem untern Ende aufsplittern sollen. Ähnlich äussert sich hierüber Leydig.

Die aufmerksame Beobachtung der Cupulae ergiebt folgende Einzelheiten. Es handelt sich um sehr niedrige, schwach ausgehöhlte und sehr dünnwandige Näpfe um den Knospengrund herum, die

von einem im ganzen horizontalen, gewöhnlich etwas höckerigen Rand, den man durch verschiedene Einstellung der Mikrometerschraube durch den durchsichtigen Knospenkörper hindurch bequem ringsum verfolgen kann, begrenzt werden. Wie verhält sich ihr innerer Bau? An den Cupulae, wo die Reaktion mit voller Energie erfolgt war, vermag man davon nichts wahrzunehmen, indem sie durch und durch schwarz erscheinen. Bei mässiger Reaktion scheinen sie aus dicht gedrängten Körnern, kleineren und grösseren, zu bestehen. Vollen Einblick in ihre Zusammensetzung erhält man nur an Cupulae, die fragmentarisch gefärbt sind; man erkennt, dass es sich um ein Büschel zarter, durcheinander gewirrter Äste handelt. Zuweilen sind diese Ästchen glatt und dann besitzt die Cupula mehr einen fibrillären Charakter, in der Regel aber erscheinen sie mit Varikositäten reichlich besetzt; diese sind es, die den kleinen Gebilden jenes traubigkörnige Aussehen verleihen. Ob die Fibrillen ungeteilt oder zerfasert sind, vermag ich einstweilen nicht zu entscheiden.

Ab und zu scheinen die Cupulae entsprechend den beiden in sie einmündenden Nervenfasern wie in zwei durch eine lichtere Zone von einander getrennte Abschnitte zu zerfallen, woraus man also folgern darf, dass sie keine einheitlichen Gebilde, sondern kleine zusammengesetzte Scheibchen, an deren Bildung jede zur Knospe hinzutretende Faser ihren selbständigen Anteil hat, darstellen.

Ohne Frage liegen hier nervöse Gebilde vor. Die Art und Weise ihrer Imprägnation, ihr Anschluss an die Nervenfasern und schliesslich auch ihre innere Struktur lassen hierüber keine Zweifel aufkommen. Durch ihr Verhältnis zu den Knospen wird man sofort an die bekannten Tastmenisken Ranvier's an den Merkel'schen Tastzellen, wie sie am schönsten in der Epidermis des Schweinerüssels und der Maulwurfsschnauze zur Ansicht gebracht werden können, erinnert, doch erscheinen die Cupulae

dadurch, dass sie nicht einzelne Zellen, sondern ganze Zellenkomplexe umfassen, bedeutend umfangreicher und auch stärker ausgehöhlt. Auch handelt es sich nicht wie bei jenen um ein einfaches abgeplattetes Nervenfaserende, sondern um ganze Büschelchen von Fibrillen. Sie schliessen sich daher eher an die verschiedenartigen, quastenförmigen, büschelartigen Nervenendigungen an, wie sie namentlich in der letzten Zeit mit der Methylenblaufärbung sowie auch mit der Golgi'schen Methode an mehreren Stellen so wunderbar dargestellt werden konnten. Auch an die Endbäumchen der motorischen Nerven an den quergestreiften Muskelfasern der Säuger wird man hier Anklänge finden.

Was aber die dargestellte Bildung von all' diesen Terminationsformen unterscheidet, ist der Umstand, dass es sich hier nicht wie bei jenen um die letzte Endigung der Nerven handelt, sondern um ein Gebilde, das den ihren Endspitzen zustrebenden Fasern, unweit von ihrem Ende als seitlicher quastenförmiger Anhang angefügt ist. Das eigentliche Nervenende liegt darüber hinaus, die Fasern tauchen aus der Cupula, sich von den Rändern ablösend, wieder auf, um an der Oberfläche der Knospe emporzuziehen und im Umkreis des Geschmacksporus mit freien Terminalknötchen zu endigen.

In meiner ersten vorläufigen Mitteilung habe ich diese eigentlichen Endfasern als „intragemmale" bezeichnet, da ich sie in das Innere der Knospen endigen zu sehen glaubte. Auf Grund der viel vollkommeneren Anschauungen, die ich in dieser Beziehung seitdem bei der Barbe erhielt, sehe ich die Sachen nun anders; ich glaube nun, dass sie nur auf der Aussenfläche der Knospen emporziehen. Der Irrtum erklärt sich aus der mangelhaften Art und Weise, wie sich diese Fasern beim Aale imprägniert hatten. Gewöhnlich hatte sich nur eine einzige an jeder Knospe, nie mehr als zwei geschwärzt. Es handelt sich

um ziemlich dicke und glatte Fasern, die in sehr regelmässigem schwach bogenförmigem Verlauf unverästelt von der Basis der Knospe zum Geschmacksporus aus der Cupula hinaufstrebten. In einer Beziehung übertrafen aber die beim Aale erhaltenen Bilder die von der Barbe an Klarheit, in Betreff nämlich der Endigungsweise der Fasern, die hier bei dem Mangel eines Niederschlags auf der Schleimhautoberfläche (die Flüssigkeiten konnten die Barrikade der geschlossenen Lippen nicht passieren) deutlich zur Anschauung kam. Es zeigte sich, dass die Fasern mit kleinen Terminalknötchen endigen, die sich kranzförmig um den Geschmacksporus herum ordnen.

Ausser diesen der Oberfläche der Knospen gleichsam angelöteten steifen Fasern begegnen wir aber beim Aale, wie schon oben angedeutet, einer zweiten Form der Nervenendigung, die obschon nicht so eng zur Knospe gehörig, hier doch zur Sprache gebracht werden muss; es handelt sich um ein zweites System von cirkumgemmalen Nervenfasern, die die Knospen in Form eines zierlichen Geflechtes umspannen, in der Weise aber, dass sie mit deren Oberfläche, abweichend von den soeben geschilderten Fasern, nirgends in direkte Verbindung treten, vielmehr an allen Stellen in einiger Distanz davon bleiben (Tafel II, Fig. 11 und 12). Angesichts des Nervenreichtums des Mundhöhlenepithels auch an andern Stellen, wird man in dem Geflecht eigentlich nur die allerdings etwas reichlichere Innervation der die Knospe umhüllenden Epithelschichte erblicken dürfen.

Das Verhalten dieser cirkumgemmalen Äste ist ein sehr typisches. Gewöhnlich imprägnierten sich deren mehrere, 2—4. Sie lösen sich bald von dem an die Cupula hinzutretenden Stämmchen oder wenigstens scheinbar von dem Rande der Cupula ab, bald wieder sind es besondere Äste, die sich der Knospe von der Seite her selbständig nähern; stets erscheinen sie sehr zart, etwas varikös und von zackigem Lauf. Dem Körperteil der Knospe entsprechend streben sie senkrecht empor,

wobei sie sich ab und zu spitzwinklig teilen; erst von der Grenze des Halsteiles an sieht man sie aus der aufsteigenden in die quere Richtung einlenken, um den Knospenhals unter weiterer Teilung zu umkreisen. Das dadurch bedingte zierliche, nicht gerade dichte Geflecht reicht von der Oberfläche bis zur Grenze des Körpers herunter. Die Ästchen bilden keine Anastomosen miteinander, sondern endigen alle frei, teils mit Terminalknötchen, teils ohne solche.

III. Schlussbemerkungen.

Ich habe an die dargelegten Beobachtungen nur wenig Bemerkungen anzuknüpfen. Bei der Barbe wie dem Aale fanden wir lediglich freie Nervenendigungen, nirgends einen unmittelbaren Übergang der Sinneszellen in Nervenfasern. Die Sinneszellen der Endknospen sind also nicht mit den Riechzellen der Regio olfactoria, mit den sensiblen Zellen der Lumbricus-Epidermis (Lenhossék, Retzius) zu vergleichen, sondern etwa mit den Hörzellen in den Nervenendstellen des Gehörorgans (s. oben). Wohl sind sie es, die die Reize aus dem umgebenden Medium direkt in sich aufnehmen und durch eine bestimmte Beschaffenheit ihres Protoplasmas in einen Erregungsvorgang umgestalten und man darf in dieser Beziehung sie gewissermassen als Nervenzellen bezeichnen, doch histologisch stellen sie keine vollentwickelten Nervenzellen dar, da ihnen das wesentliche Kennzeichen einer solchen: der Fortsatz, fehlt. Die Funktion dieses letzteren wird durch Fasern übernommen, die vom Centrum her an sie herantreten und sich an sie eng anschliessen.

Da die Sinneszellen die inneren Teile der kleinen Nervenendapparate in Anspruch nehmen und die äusseren Schichten der letzteren hauptsächlich wohl von den Stützzellen gebildet werden, so darf man es mit Recht als etwas merkwürdig bezeichnen, dass die Nervenfasern nicht in das Innere der Knospen eindringen, sondern sie bloss an ihrer Oberfläche in Form cirkum-

gemmaler Körbe umfassen. Es scheint, dass die Stelle des Hauptkontaktes zwischen den Sinneszellen und den die Erregung centripetal leitenden Fasern der Basis der Knospen entspricht, wo die Knospen offen sind und die untersten Teile der Sinneszellen mit den Nervenfasern in direkte Berührung treten können. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Gegenwart der von mir als Cupula bezeichneten Bildung, die offenbar auf eine Vermehrung des Kontaktes zwischen den Basalteilen der Zellen und den Fasern abzielt. Jedenfalls aber haben auch die aufsteigenden Fasern des cirkumgemmalen Korbes ihre Bedeutung, sei es, dass sie mit ihren fast bis zur Oberfläche hinausreichenden Endspitzen direkt die Reize in sich aufzunehmen geeignet sind, sei es, dass auch den von ihnen unmittelbar umfassten Deckzellen die Fähigkeit bis zu einem gewissen Grade innewohnt, auf bestimmte äussere Einwirkungen mit einer Erregung zu reagieren und diese auf Nervenfasern zu übertragen, mit anderen Worten, dass auch ihnen eine gewisse nervöse Bedeutung zukommt.

VII.

ZUR

KENNTNIS DER SPINALGANGLIEN.

HIERZU TAFEL III, FIG. 1.

In der letzten Anatomenversammlung zu Göttingen hat J. Disse Golgi-Präparate von Froschlarven vorgelegt, worin sich in den Spinalganglien neben den typischen bipolaren, unipolaren und Übergangsformen noch einige multipolare Nervenzellen mit einer Ausläuferzahl bis auf sechs fanden. Die Präparate waren nicht klar genug, um die Fortsätze deutlich weiter von der Zelle weg verfolgen zu können und so konnten ihre Schicksale und ihr Charakter nicht mit voller Sicherheit bestimmt werden, gleichwohl glaubte Herr Disse an einigen davon Teilungen wahrgenommen zu haben und stellte daher in seinem Vortrage [1]) die Ansicht auf, dass die überzähligen Fortsätze Dendriten seien. In der Diskussion glaubte ich mich gegen diese Deutung — handelte es sich doch zunächst um eine Deutung und nicht um eine klare Sachlage — aussprechen und jene weiteren Ausläufer als Nervenfortsätze auffassen zu sollen. Ich skizzierte meine Auffassung in jener Improvisation folgendermassen: „Die richtige Auffassung scheint mir die zu sein, dass bei Froschlarven vielleicht wegen der Grösse und gedrängten Lagerung der Elemente an manchen Spinalganglienzellen die ersten Teilungen der beiden Achsencylinder auf die Zelle selbst gerückt sind, wodurch eine vorübergehende Vermehrung der Ausläuferzahl veranlasst wird. Jedenfalls handelt es sich bloss um eine embryonale Erscheinung."

---

1) J. Disse, Über die Spinalganglien der Amphibien. Anat. Anz. Suppl. z. VIII. Jahrg. 1893, Verhandl. d. Anat. Ges. auf d. VII. Vers. 1893. p. 201.

Nun komme ich aber selbst dazu, allerdings nicht beim Frosche, sondern bei dem Hühnchen, über Beobachtungen zu berichten, die sich an die Disse's, sowohl was das Thatsächliche, wie auch was die Deutung betrifft, direkt anschliessen, und so sehe ich mich veranlasst, meinen in Göttingen gekennzeichneten Standpunkt auch bezüglich des Frosches aufzugeben.

Es zeigte sich nämlich, dass auch beim Hühnchen in einem vorgerückteren Stadium der Embryonalentwickelung sporadisch Zellen in den Spinalganglien auftreten können, die neben ihren beiden typischen Fortsätzen, dem centralen und dem peripherischen, noch eine Anzahl kurzer, teilweise verzweigter, entschieden als Dendriten aufzufassender Ausläufer entwickeln. Ich habe mehrere Exemplare dieser Art in der Fig. 1 der Tafel III veranschaulicht; sie stammt, ebenso wie auch die beistehende Fig. 6, welche einige solche Zellen isoliert darstellt, vom 14tägigen Hühnchen; bis zu diesem Zeitpunkte habe ich derartige Zellen in den Spinalganglien stets vermisst. Vor allem erkennt man an der Figur, dass es sich um sehr vereinzelte Exemplare handelt; die überwiegende Mehrzahl der Zellen entspricht der bekannten adendritischen Form und zwar liegen bipolare, schon unipolare und eben noch in der Umwandlung begriffene nebeneinander. Auffallend muss es sein, dass diese multipolaren Zellen nicht gleichmässig verteilt liegen, sondern hauptsächlich dem proximalsten Teile des Ganglions angehören, gleich der Stelle, wo sich die sensible Wurzel in das Ganglion einsenkt. Nur sehr selten traf ich sie in einem tieferen Niveau, aber auch nicht über die Mitte des Ganglion hinaus und dabei stets in ganz oberflächlicher Lagerung an. In der Hauptsache schliessen sich auch diese Zellen den übrigen an: sie besitzen zwei Nervenfortsätze, die je nach dem Entwickelungsgrad der Zellen bald oppositipol, bald neben einander entspringen. Die Zahl der protoplasmatischen Äste ist verschieden; bald zieht sich die Zelle neben ihren beiden Nervenfortsätzen nur noch in einen

einzigen stabförmigen, rauhen, derben, kurzen Ausläufer aus, bald sind mehrere Dendriten vorhanden, zwei bis drei oder mehr, bis acht. Der Ausdruck Dendriten ist allerdings insofern nicht ganz passend, als von einer dendritischen Aufsplitterung nie die Rede sein kann; die meisten Äste sind ungeteilt, und wenn auch eine Teilung vorliegt, so handelt es sich stets nur um eine

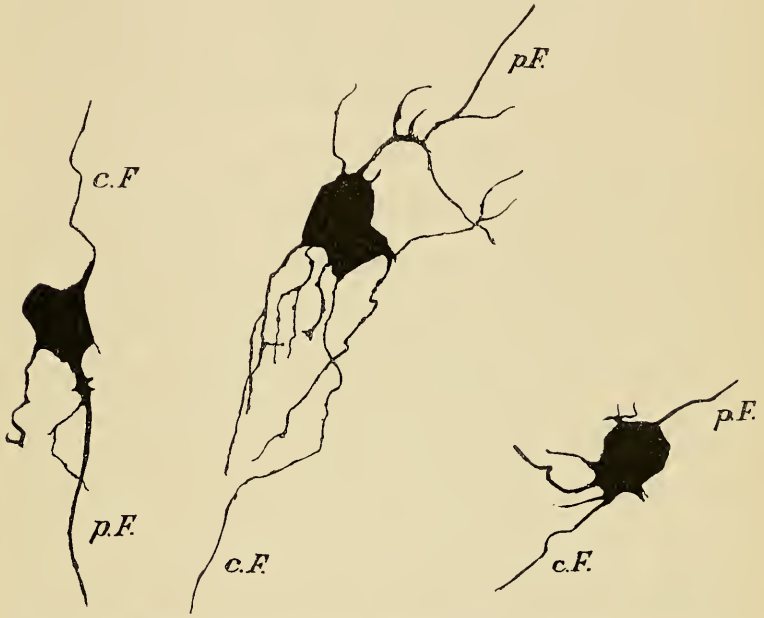


Fig. 6. Multipolare Zellen aus dem Spinalganglion eines 15tägigen Hühnchens. *c. F.* = centraler Fortsatz; *p. F.* = peripherischer Fortsatz.

einfache Gabelung. Die Äste entspringen kegelförmig vom Zellkörper, wodurch dieser eine eckige, zackige Form erhält; sie sind von verschiedener Breite, von derben Stäben bis zu feinen Wurzelfädchen. Zumeist sind sie im Verhältnis zum plumpen Zellkörper auffallend zart und unansehnlich und so weisen unsere Zellen mit centralen Zellen trotz ihrer Multipolarität nicht viel Ähnlichkeit auf. Noch mehr erinnern sie an die Zellen des

Grenzstranges des Sympathicus; was sie von diesen prinzipiell unterscheidet, ist eben der centrale Nervenfortsatz; die sympathischen Zellen sind bekanntlich zwar ebenfalls multipolar, besitzen aber nur einen einzigen Nervenfortsatz, der stets — oder wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — zur Peripherie zieht. Das Verhalten der Dendriten ist allerdings ein sehr ähnliches, auch besteht eine Übereinstimmung darin, dass sie hier wie dort von auffallend glatter Beschaffenheit sind. Alle Dendriten endigen schon nach kurzem Verlauf in der Nähe ihrer Ursprungszelle mit freien Spitzen.

Unsere gegenwärtigen Anschauungen über den Bau der Spinalganglienzellen der Vögel müssen also eine kleine Korrektur erfahren. Nicht alle Zellen zeigen jene glatte Beschaffenheit ihrer Oberfläche, in der wir bisher ein Charakteristikum der Spinalganglienzellen erblickten; an einzelnen Exemplaren kann der Zellkörper in einer späteren Phase der Entwickelung noch einige kurze sekundäre Ästchen treiben. Dass es sich nicht etwa um einen Vorgang handelt, der sich später allmählich noch an allen Zellen einstellt, sondern auch im definitiven Verhalten nur um eine sporadische Erscheinung, ist schon a priori sehr wahrscheinlich angesichts des vorgerückten Entwickelungsgrades am 15. Tage, bestimmter geht dies aber hervor aus den sorgfältigen Untersuchungen von Retzius[1]), die in den Spinalganglien der Vögel den unipolaren adendritischen Zelltypus zumindest als den weitaus vorherrschenden ergeben haben.

Durch die im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen am Hühnchen sehe ich mich, wie schon eingangs erwähnt, veranlasst, die Bedenken, die ich in Göttingen Herrn Disse's Deutung gegenüber ausgesprochen habe, fallen zu lassen und schliesse mich nun darin Disse an, dass ich die überzähligen Ausläufer

1) G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. Jahrg. 1880, p. 381.

auch bei dem Frosche für Dendriten halte. Was ich aber betonen möchte, ist, dass es sich gewiss auch beim Frosche nur um sehr vereinzelte Exemplare handelt, dies ist mir unzweifelhaft nach den mühevollen Untersuchungen, die ich an den Spinalganglien des Frosches im Jahre 1885 [1]) angestellt habe. Man wird gut thun, in der Darstellung so zu verfahren, dass man, wie bisher, den unipolaren, adendritischen Typus als den in den Ganglien bestehenden hinstellt und dazu bemerkt, dass sich hin und wieder Zellen finden, an denen sich neben dem Hauptausläufer noch einige kurze protoplasmatische Fortsätze eingestellt hatten.

Wie verhalten sich nun die Spinalganglienzellen der Säuger in dieser Beziehung? Es ist mir in der letzten Zeit öfters gelungen, nicht nur bei neugeborenen, sondern auch bei mehrtägigen Mäusen — bis zum 8. Tage — sowohl in den Spinalganglien wie in den Ganglien der Hirnnerven die Nervenzellen mit der Golgi'schen Methode so befriedigend darzustellen, dass ihre Verhältnisse bequem und sicher ermittelt werden konnten. Am 8. Tage sind die Tiere schon recht gut entwickelt, teilweise schon behaart, im Rückenmarke und Gehirn hat die Entwickelung der Markscheiden schon grosse Fortschritte gemacht. Man darf wohl annehmen, dass über diesen Zeitpunkt hinaus wesentliche Umwandlungen im Nervensystem nicht mehr vor sich gehen, namentlich nicht in den Spinalganglien, wo die bindegewebigen Scheiden um die Zellen herum schon angelegt sind. An meinen Golgipräparaten sehe ich nun nirgends andere Formen, als unipolare, glatte, so erscheinen die Zellen in den Spinalganglien, im Ganglion Gasserii, Ganglion geniculi, Ganglion jugulare vagi etc. Bei Säugern scheint sich also die beim Hühnchen und dem Frosche nachgewiesene Erscheinung nicht einzustellen. Auch Van

1) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. 1886, Bd. 26. p. 370.

Gehuchten[1]), der vor kurzem die Spinal- und Kopfganglien von Säugern untersucht hat, scheint nur unpolare Formen gefunden zu haben.

Die Spinalganglienzellen sind bekanntlich von bindegewebigen Kapseln eingeschlossen, die nach meinen eigenen Befunden eine Bildung der Henle'schen oder Fibrillenscheide des Nervenfortsatzes sind. Sie ist beim Frosche recht derb, bei den Vögeln hingegen nach der Angabe von Retzius (a. a. O. p. 381) zart. Wie verhalten sich nun die Dendriten der multipolaren Zellen zu dieser Scheide? Durchbohren sie sie oder empfangen sie scheidenartige Fortsetzungen von ihr? Man kann sich hierüber keine befriedigende Vorstellung machen und muss es für das wahrscheinlichste halten, dass an jenen Zellen die Scheidenbildung ganz unterbleibt oder nur schwach erfolgt.

Sind die beschriebenen Dendriten einmal da, so müssen sie wohl auch irgend eine physiologische Bedeutung haben. Nach allem, was wir wissen, empfangen die Spinalganglienzellen ihre Erregungen weit von der Peripherie her, und zwar um sie gleich wieder durch ihren centralen Fortsatz nach dem Marke hin weiter zu befördern. Die Zellen liegen also als gegeneinander vollkommen indifferente Bildungen beisammen; nur räumlich vereinigt, finden sie ihren funktionellen Verkehr nicht unter sich, sondern mit weit entlegenen Gebieten; ihr gegenseitiges Abgeschlossensein findet ja auch darin seinen Ausdruck, dass sie durch derbe Bindegewebskapseln gegeneinander isoliert sind, wozu bei Fischen nach der Beobachtung von Retzius und Ranvier sogar noch eine den Zellkörper umhüllende dünne Myelinlage hinzukommt. Nun treten uns hier Zellen mit Dendriten entgegen. Sollen wir hier annehmen, dass die Zellen durch sie sich gegenseitig doch beeinflussen können? Eine solche Auf-

[1]) A. van Gehuchten, Contribution à l'étude des Ganglions cérébro-spinaux. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 211.

fassung scheint mir nicht nur aus physiologischen Überlegungen unwahrscheinlich, sondern auch aus anatomischen Gründen. Nach alldem, was wir über die funktionelle Verknüpfung von Nervencinheiten unter sich wissen, erfolgt die Einwirkung nicht von Zellkörper auf Zellkörper (und als zu dem Zellkörper gehörig fasse ich auch die Dendriten auf), sondern von Zellkörper resp. Dendriten auf cylindraxile Bildungen. Schon in dem Aufsatze über das Rückenmark der Rochen ist auf diesen Satz hingewiesen worden. So kommen wir schon a priori zur Vermutung, dass echte cylindraxile Endigungen, Verzweigungen von richtigen Nervenfortsätzen oder Kollateralen in den Ganglien vorhanden sein müssen, die sich mit jenen Dendriten verflechten. Hier nun bieten sich vor allem jene Fasern dar, die Ehrlich [1]) beim Frosche und Cajal [2]) bei der Maus von dem Sympathicus her in die Ganglien eindringen und die Nervenzellen faserkorbähnlich umranken sahen. An den Präparaten, die Herr Disse in Göttingen vorzeigte, kamen auch solche faserkorbähnliche Bildungen zur Ansicht. Es ist sehr möglich, dass jene Dendriten dem Zwecke eines besseren Kontaktes mit diesen sympathischen Fasern dienen. Sehr im Widerspruch mit dieser Hypothese scheint mir aber die Thatsache zu stehen, dass jene dendritischen Zellen nicht, wie es bei einem solchen Verhalten am natürlichsten wäre, so nahe wie möglich zu dem Grenzstrange, also im distalen Abschnitt der Ganglien ihre Lage haben, sondern dass sie ganz proximal, an der Einpflanzungsstelle der hinteren Wurzel liegen. Deshalb ist auch an eine zweite Möglichkeit zu denken, an eine Möglichkeit allerdings, die bisher nicht die geringste thatsächliche Unterlage hat, an die nämlich, dass etwa auch Kollateralen aus dem Rückenmark her in den proximalen Teil der Ganglien hineintreten, um sich darin unter

1) P. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschrift, 1886, Nr. 4.

2) S. R. y Cajal, Pequeñas comunicaciones anatomicas. Barcelona 1890.

Verflechtung mit den Dendriten jener multipolaren Formen in Endbäumchen aufzusplittern. Wissen wir es doch, dass manche Kollateralen in der weissen Substanz bis zum Rande des Rückenmarkes vordringen; es könnten einige darüber hinaus noch in die hinteren Wurzeln einbiegen. Dies ist aber einstweilen vollkommen nur eine „anatomische Hypothese". Sie mag nur dazu dienen, die Aufmerksamkeit späterer Untersucher auf diesen Punkt hinzulenken.

Im Anschluss an die dargelegten Befunde möchte ich auf den so oft besprochenen Vorgang der „Unipolarisation" der Spinalganglienzellen zurückkommen. Der Grund hierzu liegt für mich darin, dass ich durch allerneueste Beobachtungen mich veranlasst sehe, an einigen von den Vorstellungen, die ich mir über diesen Vorgang früher gebildet hatte, Änderungen vorzunehmen. Ich besitze Präparate von verschiedenen Tieren, von dem Hühnchen, der Maus, dem Kaninchen und der Katze, woran alle Stadien des Vorganges mit grosser Deutlichkeit zur Ansicht gelangen. Die vollkommensten Anschauungen erhielt ich an meinen Präparaten vom Hühnchen; die ersten Vorläufer des Unipolarisationsprozesses konnte ich bei diesem am 9. Tage beobachten; von diesem Zeitpunkte an werden mehr und mehr Zellen von jener Umwandlung ergriffen, doch geht sie recht langsam vor sich — noch am 14. Tage sind die meisten Zellen bipolar — und erfolgt auch nicht gleichzeitig an allen Zellen, so dass man etwa am 15. Tage alle Stadien nebeneinander auffindet und sich aus diesen Bildern den ganzen Vorgang leicht konstruieren kann. Merkwürdig früh stellt sich der Vorgang bei dem Schweineembryo ein: schon bei 2 cm Länge trifft man nicht nur alle Übergangsformen, sondern auch Unipolarzellen an; bei einem viel kleineren Säuger, der Katze, sind noch im Stadium von 3 cm Länge alle Zellen bipolar, und bei dem noch

kleineren Kaninchen treten uns die ersten Anfänge der Unipolarisation erst bei 4 cm Länge entgegen. Freilich dauert beim letzteren der Vorgang auch recht lange: in einer Zeichnung von Retzius[1]), die dem Spinalganglion des 12 cm langen Kaninchens entnommen ist, erscheint er zwar seinem Ende nahe, aber doch noch immer nicht ganz abgeschlossen.

Die Thatsache, dass die Zellen ursprünglich bipolar sind und erst im Laufe der Entwickelung allmählich ihren späteren unipolaren Habitus annehmen, ist wohl allgemein bekannt; sie ist von His beim menschlichen Embryo entdeckt worden. Hier handelt es sich um die Frage, wie diese Umwandlung erfolgt. Ich hatte mir früher den Vorgang so zurechtgelegt, dass die beiden zuerst an den entgegengesetzten Polen der Zelle entspringenden Ausläufer allmählich näher zu einander rücken und dann mit ihren Anfangsstücken mit einander verschmelzen Nach dieser Auffassung würde also der Zellfortsatz der Spinalganglienzellen aus der Vereinigung zweier Achsencylinder hervorgehen. Von dieser Auffassung ausgehend, fand ich es merkwürdig, dass der Fortsatz „auch nicht den geringsten Hinweis auf seine Entstehung aus zwei verschiedenen Fasern wahrnehmen lässt“ [2]).

Indem ich nun an meinen Präparaten den Vorgang von Schritt zu Schritt viel klarer als früher verfolgen konnte, bin ich von dieser Ansicht vollkommen abgekommen. Wie ich heute die Sachen sehe, handelt es sich nicht um einen Verschmelzungsvorgang der beiden Ausläufer, sondern um eine allmähliche stielförmige Verdünnung des an die beiden Ausläufer stossenden Zellkörperabschnittes;

---

[1]) G. Retzius, Zur Kenntnis der Ganglienzellen der Spinalganglien. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge, Bd. IV, Stockholm 1892, p. 60.

[2]) M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1893, p. 71.

der Fortsatz entwickelt sich auf Kosten des Zellprotoplasmas durch einen Abschnürungsvorgang.

Der Ausgangspunkt ist das oppositipol-bipolare Stadium, wobei aber hervorzuheben ist, dass die meisten Zellen nicht genau spindelförmig, sondern eher birnförmig beschaffen sind, indem sie distalwärts unter kegelförmiger Verdünnung in den peripherischen Fortsatz übergehen, proximalwärts dagegen den Fortsatz unvermittelt von ihrer Konvexität entspringen lassen. Der centrale Ausläufer ist zwar in der Mehrzahl der Fälle dünner als der peripherische, doch lässt auch er an seinem Anfangsteil eine schwache, rauhe Verdickung nicht vermissen.

Der Vorgang der unipolaren Umwandlung kündigt sich durch die schon von His[1]) genau geschilderte Erscheinung an, dass der Zellkörper aus der geraden Linie der beiden Ausläufer etwas seitlich ausweicht (Taf. III, Fig. 1 *g—j*). Zwei kausale Momente sind hierbei offenbar im Spiele: erstens eine Kraft, die den Zellkörper nach der Seite ihrer stärkeren Ausbuchtung hin verdrängt, zweitens die einseitige Vermehrung seiner Masse, also in Beziehung auf die Zelle ein passives, auf die Zelle von ihrer Umgebung her einwirkendes und ein aktives, in ihr selbst begründetes Moment. Worin das erstere liegt, soll weiter unten beleuchtet werden. Das gleiche mechanische Moment ist wohl auch der Grund dafür, dass die beiden Ausläufer nun nicht geradlinig an den Zellenrand herantreten, sondern bogenförmig zusammenneigend. Würden nun die weiteren Änderungen in der Weise erfolgen, wie ich mir die Sache früher zurechtgelegt hatte, so müsste diese Zusammenneigung der Ausläufer sich noch weiter steigern und so weit zunehmen, bis sie in unmittelbare Berührung miteinander kommen. Dies ist nun nicht der Fall; im Gegenteil, sie spannen sich in der Folge eher wieder etwas

[1]) W. His, Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl. 1890, p. 104.

aus, wofür man wohl nicht ohne Berechtigung den Zug verantwortlich machen darf, den das in seinem Längenwachstum gegen die Wirbelsäule mehr und mehr zurückbleibende Rückenmark durch die hinteren Wurzeln auf die Elemente der Ganglien ausübt. Ein anderer Vorgang ist es, der sich nun einstellt, und zwar der der allmählichen Abschnürung des vorgebuchteten Zellkörpers von den Fortsätzen. Die Abschnürung erfolgt nicht in der Weise, wie sie vor sich gehen müsste, wenn es sich lediglich oder auch nur in erster Reihe um das Resultat eines Zuges, sei es von dem Zellkörper her, sei es von der Abgangsstelle der Ausläufer her, handelte, d. h. nicht unter allmählicher birnförmiger Verjüngung der Zelle, vielmehr scheint in erster Reihe eine Druckwirkung im Spiele zu sein, die die Zelle von ihren Fortsätzen weg nach aussen hindrängt. Eine cirkuläre Furche schneidet zwischen Zellkörper und Fortsätzen ein und schnürt ersteren gleich seinem definitiven Verhalten entsprechend von letzteren ab. (Fig. 6, *k*, *l*, *m*.) Von Anfang an dringt die Furche recht tief ein, so dass die Zelle, wenn sie auch noch ganz nahe an den Fortsätzen liegt, von ihnen schon durch einen wenn auch kurzen, so doch dünnen Stiel getrennt ist. Nun schreitet die cirkuläre Furche allmählich weiter und weiter in den Zellkörper hinein fort, wodurch der Stiel immer länger wird. Ginge nicht mit dieser Erscheinung eine Vermehrung des Zellkörpers Hand in Hand, so müsste die Zelle wohl bald aufgebraucht sein. Die Zelle aber spürt den Verlust nicht, im Gegenteil sie nimmt gerade in dieser Periode rapid an Umfang zu, indem ihre Vergrösserung den Verlust, den sie durch Bildung des Fortsatzes erleidet, reichlich übertrifft. Man könnte annehmen, dass in der späteren Zelle nichts mehr aus der ursprünglichen vorhanden ist: letztere werde ganz zur Bildung des Fortsatzes aufgebraucht, die Zelle selbst sei ein jüngeres Produkt. So wenigstens scheinen die Sachen zu liegen; wer könnte uns aber darüber versichern, dass sie auch

wirklich so liegen? Kann es sich nicht auch um eine interstitielle Stoffaufnahme innerhalb des stielförmig eingeschnürten Teiles handeln, so dass der Zellkörper unverändert nach aussen hin fortgeschoben wird?

Neben der Druckwirkung, die den Zellkörper von der Abgangsstelle der Fortsätze weg fortschiebt, kommt auf diesem Stadium — freilich in zweiter Reihe — auch noch der Zug in Betracht, den die sich durch die relative Verkürzung des Markes ausspannenden hinteren Wurzelfasern auf die Teilungszelle ausüben. Dass ein solcher Zug an den Vorgängen mit beteiligt ist, ergiebt sich aus der schon erwähnten Erscheinung, dass der Winkel, den die beiden an die Zelle herantretenden Fasern anfangs bilden, sich später etwas abflacht, noch beweisender aber aus dem Umstande, dass der „Zellfortsatz", d. h. der verdünnte Teil des Zellkörpers von Anfang an und auch später nicht genau senkrecht auf den Verlauf der sensibeln Faser gestellt, sondern schief centralwärts gerichtet ist, in der Richtung also, in der der Zug auf die Zelle wirkt. Viel ausgesprochener als beim Hühnchen tritt uns diese centripetale Neigung des Ausläufers beim Frosche entgegen, wie ich das seiner Zeit (a. a. O. p. 393) ausführlich beschrieben, abgebildet und auch in demselben Sinne wie hier erklärt habe.

Hand in Hand mit der Verdünnung und Verlängerung des Zellfortsatzes geht nun ein zweiter Vorgang: eine innere histologische Umwandlung in ihm vor sich, wodurch er erst aus einem sehr verdünnten Zellkörperabschnitt zu einem richtigen Achsencylinder mit seinem charakteristischen Lichtbrechungsvermögen wird. Offenbar ist dabei eine bestimmte Änderung der Molekularstruktur im Spiele; an den Golgi'schen Präparaten freilich, die nur Silhouetten darbieten, können wir von diesen inneren Vorgängen, die wir nur aus ihren Endresultaten kennen, nichts sehen. Das, woraus wir darauf schliessen dürfen, dass diese Vorgänge sich schon auf dieser Phase einleiten, ist die

Wahrnehmung, dass die Ränder des Fortsatzes allmählich glatter werden, dass er mehr und mehr eine gleichmässig breite Beschaffenheit annimmt. Indem sich auch sekundär Bindegewebszellen um den Fortsatz herum scheidenförmig anlegen und — bei den meisten wenigstens — sich auch eine Markscheide, offenbar durch Umwandlung der peripherischen Teile des Achsencylinders, einstellt, gestaltet sich der Fortsatz zu einer wahren Nervenfaser.

Der Eintritt dieser histologischen Metamorphosen an dem Fortsatze, die offenbar mit dem Leitungsvermögen der Nervenfaser im Zusammenhange stehen, ist uns ein Beweis dafür, dass der Fortsatz wirklich auch zum Fortleiten der Reize benützt wird, und dass jene Auffassung, die die sensible Erregung von der peripherischen Empfindungsfaser an der Teilungsstelle unter Umgehung der Zelle gleich in die Hinterwurzelfaser übergehen lässt, nicht zu Recht besteht. Merkwürdig aber ist, dass diese Fortleitung in jenem einen Achsencylinder wohl gleichzeitig in zwei entgegengesetzten Richtungen erfolgen muss: zu der Zelle und von ihr wieder zur Teilungsstelle zurück. Ich ergreife die Gelegenheit, um auf ein Beispiel hinzuweisen, dass der Nervenfortsatz — und ein solcher ist wohl der Ausläufer der unipolaren Spinalganglienzellen — nicht unbedingt nur zur Leitung in cellulifugaler Richtung befähigt ist, wenn auch zugestanden werden muss, dass die Leitung in diesem Sinne für den Nervenfortsatz die weitaus vorherrschende ist. Im ganzen und grossen wird man seine Zustimmung diesem neuerdings von Van Gehuchten[1]) und R. y Cajal[2]) so eifrig betonten Satze nicht versagen können, doch giebt es auch Ausnahmen, wie z. B.

---

[1]) A. van Gehuchten, La structure des Centres nerveux: la moëlle epinière et le cervelet. Cellule, t. VII, 1891, p. 101. S. ausführlicher: Le système nerveux de l'Homme. Lierre 1893, p. 155.

[2]) S. R. y Cajal, Sobre el papel desempeñado per los expansiones protoplasmáticas y nerviosos de las células centrales. Barcelona 1891.

das Verhalten des Zellfortsatzes und peripherischen Ausläufers der Spinalganglienzellen, wie das des Fortsatzes jener Zellen, die, offenbar in den vorderen Vierhügeln gelegen, ihren Nervenfortsatz in die Netzhaut senden, wo dieser in die von Cajal entdeckten freien baumförmigen Endigungen zerfällt; auch dieser Nervenfortsatz leitet unbedingt cellulipetal.

Die Präparate, die ich vom Hühnchen erhielt, werfen noch auf eine andere Frage Licht: auf die nach den Ursachen, nach den mechanischen Bedingungen des rätselhaften Vorganges. Sie bestätigen jene Vermutung, die ich schon an einem anderen Orte[1]) ausgesprochen habe, dass es sich nicht etwa um fundamentale Vorgänge, sondern lediglich um den Effekt mechanischer Momente, die in der eigentümlichen Gruppierung der Zellen und Fasern der Ganglien begründet sind, handelt. Dies geht aus den Präparaten ohne weiteres hervor. Die ursprüngliche Anordnung der Elemente der Ganglien, wie wir sie etwa bei 5- bis 10tägigen Hühnerembryonen sehen, ist bekanntlich eine derartige, dass die Nervenzellen gleichmässig durch das ganze Ganglion angeordnet sind und auch die sensibeln Nervenfasern sie in gleichmässig meridionaler Anordnung durchsetzen. Schon vom achten Tage etwa ändert sich aber dieses Verhalten; es tritt eine bestimmte Gruppierung von Fasern und Zellen ein: die Fasern sammeln sich mehr in den axialen Teilen des Ganglions an, die Zellen nehmen mehr und mehr in Form eines die hintere Wurzel ringförmig umgebenden Mantels eine peripherische Lage ein. Dieser Mantel ist aber durchaus nicht gleichmässig angeordnet; auf der medialen Seite der Wurzel bildet er eine ganz schmale Schichte, während er lateral zu einem stärkeren Haufen anschwillt, der seine grösste Mächtigkeit im distalen Teil des Ganglions erreicht. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen auch in den Spinalganglien des aus-

1) M. v. Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anzeiger, Jahrg. 7, 1892, p. 519.

gewachsenen Frosches vor, wie dies seinerzeit von mir ausführlich dargestellt worden ist.

Die Thatsache nun, die für das Verständnis der Faktoren, die bei dem „Unipolarisationsvorgange“ im Spiele sind, wichtig ist, ist die, dass die vorgeschrittensten, ausgesprochen unipolaren Formen sich immer im Gebiet der stärksten Anhäufung der Nervenzellen, also im distalen und lateralen Abschnitt des Ganglions finden, dort also, wo die Zellen recht gedrängt liegen. Je mehr dem axialen Gebiet des Ganglions genähert, desto mehr lassen sie den primitiven oppositipolen Typus erkennen. Dieser Angabe scheint eine Zelle der Figur 1 Tafel III zu widersprechen, die, obgleich exquisit unipolar, anscheinend mitten im axialen Gebiet des Ganglions, eingebettet zwischen die Fasern der durchtretenden hinteren Wurzel, liegt; indes handelt es sich hier um ein Trugbild: bei Bewegung der Mikrometerschraube ergab sich mit Bestimmtheit, dass die betreffende Zelle dem oberflächlichen Mantel angehörte. Der geschilderte Zusammenhang nun zwischen dem Stadium des Vorganges, in dem sich die Zelle befindet, und ihrer Lage weist darauf hin, dass die Abschnürung des Zellprotoplasmas zu einem dünnen Stiel, dem „Fortsatz“, durch den Druck veranlasst wird, den die sich einseitig auftürmenden und dabei an Grösse beträchtlich zunehmenden Zellen aufeinander ausüben. Die Zellkörper werden durch die Vermehrung und noch mehr durch das Wachstum der benachbarten Elemente mehr und mehr nach der Peripherie hingedrängt, während die beiden Ausläufer offenbar durch den vom Rückenmark her ausgeübten Zuge in der Achse des Ganglions fixiert bleiben. Die mechanische Folge dieser entgegengesetzten Wachstumstendenz muss die Verdünnung des den Zellkörper und die Fortsätze verbindenden Protoplasmateiles, d. h. die Bildung des Fortsatzes sein.

VIII.

DAS GANGLION GENICULI NERVI FACIALIS UND SEINE VERBINDUNGEN.

An Horizontalschnitten durch die nach Golgi behandelte Schädelbasis der neugeborenen Maus, die ich in der Absicht, die Acusticusendigungen zu studieren, angefertigt hatte, erhielt ich öfters sehr gelungene Färbungen der Ganglien der Hirnnerven. So haben sich unter anderem in mehreren Fällen auch im Ganglion geniculi Zellen und Fasern in zufriedenstellender Weise geschwärzt und es gelang sowohl die Natur dieses Ganglions endgültig festzustellen, wie auch über dessen Verbindungen einige Anschauungen zu gewinnen.

Das Ganglion geniculi wurde schon im Jahre 1880 von Retzius[1]) auf die Beschaffenheit seiner Zellenelemente an der Hand der damals zur Verfügung stehenden Methoden (Zerzupfung, etc.) untersucht. Retzius fand bei der Katze, dem Hunde und dem Menschen unipolare Zellen und stellte den Satz auf, dass das Ganglion zu dem Cerebrospinalgangliensystem zu rechnen sei. Indes scheint sich diese Auffassung in der Folge doch nicht überall mit Bestimmtheit Bahn gebrochen zu haben; so bezeichnet es z. B. His in seiner um 7 Jahre später erschienenen umfassenden Übersicht über den Stand der Morphologie der Hirnnerven[2]) noch immer als eine Aufgabe der Zukunft, „die verschiedenen Kopfganglien einmal genau auf ihre Eigenschaften durchzuprüfen" und stellt es als eine blosse Glaubenssache hin, ob man das Ganglion ciliare und geniculi für sympathisch halten will.

1) G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1880, p. 388.

2) W. His, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1887, p. 413.

Die Forderung, die His hier stellt, ist seitdem wenigstens für einen Teil der Hirnnervenganglien erfüllt worden, und dass es möglich war, dies zu thun, ist der Golgi'schen Methode zu verdanken, mit der die Beschaffenheit der jene Ganglien zusammensetzenden Zellen und vor allem ihre Natur, ob sie cerebrospinale oder sympathische Elemente sind, leicht eruiert werden kann. Denn die beiden Zellgattungen unterscheiden sich an den Golgi-Bildern bei Säugern und Vögeln durch äusserst scharfe Merkmale voneinander. Die Zellen der Wurzelganglien sind glatt, birnförmig, unipolar, ihr Fortsatz gabelt sich in einiger Entfernung von der Zelle T-förmig in einen centralen und peripherischen Teilungsast, die der sympathischen Ganglien hingegen multipolar, freilich auch nur mit einem einzigen Nervenfortsatz versehen, der aber ungeteilt und unverästelt weiterzieht; ausserdem sind sie zumeist kleiner als jene. Es fällt bei einiger Übung nicht schwer, die beiden Zellarten voneinander zu unterscheiden, und die Merkmale sind so präzis, dass man nicht fehlgehen kann.

So konnte Van Gehuchten[1]) dank dem Chromsilberverfahren bezüglich des Ganglion Gasserii, des Ganglion petrosum glossopharyngei und des Plexus nodosus vagi den schon früher von Retzius mit anderen Methoden geführten Nachweis, dass sie richtige Cerebrospinalganglien sind, vollauf bestätigen. Auch die, übrigens schon aus früheren Forschungen genugsam bekannten Zellen der Acusticusganglien wurden mit dieser Methode durch die Untersuchungen von Retzius[2]), Van Gehuchten (a. a. O. p. 226), R. Cajal[3]) und Verf.[4]) endgültig erledigt.

---

1) A. van Gehuchten, Contribution à l'étude des ganglions cérébrospinaux. Cellule, t. VIII, 1892, p. 221.

2) G. Retzius, Die Endigungsweise der Gehörnerven. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, III, Stockholm 1892, p. 29.

3) S. R. y Cajal, Nuevo concepto de la Histologia de los Centros nerviosos, Barcelona 1893, p. 56.

4) M. v. Lenhossék, Die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae. Merkel's und Bonnet's Anatomische Hefte, I. Abt., Heft 9, p. 231, 1893.

An dem Ganglion geniculi indes schien Van Gehuchten keine gelungenen Bilder erhalten zu haben und so glaube ich durch meine Erfahrungen eine kleine Lücke ausfüllen zu können.

Der N. intermedius ist bei der Maus mit dem Mikroskop deutlich nachweisbar und ist sowohl vom N. facialis wie auch vom Acusticus von Anfang an getrennt. Er entspringt in der Weise, dass er sich an einigen Schnitten direkt an den vestibulären Teil des N. acusticus, an anderen wieder mehr an den N. trigeminus anzuschliessen scheint. Indes gestaltet er sich sofort zu einem selbständigen Bündelchen, das sich dem N. facialis anlegt, aber mit ihm nicht eigentlich verschmilzt, ja mit der Faserrichtung des N. facialis sich schief kreuzt, um über die Breite des Nerven weg zu dem Ganglion geniculi zu gelangen.

Das Ganglion geniculi ist von relativ ansehnlicher Grösse und erscheint von dreieckiger, pilzhutartiger Form mit abgerundeten Winkeln, doch ist das Dreieck nicht symmetrisch, indem der distale Zipfel des Ganglions in der Regel etwas länger ausgezogen ist; dieser distale Abschnitt kann sich von dem proximalen Hauptteil durch eine schwache Furche abgrenzen, ein Befund, für den ich keine Erklärung zu geben vermag. Das Ganglion ist nicht eigentlich der Knickungsstelle des Genu n. facialis angefügt, sondern liegt unmittelbar proximal davor noch an dem gestreckt verlaufenden Abschnitt des Nerven. Nach vorne steht es um die Zeit noch in fast unmittelbarer Berührung mit dem Ganglion Gasserii. Die Verbindung des Ganglions mit dem Nerven ist keine sehr innige, sie wird bloss durch die zu und abtretenden Bündelchen des N. intermedius und petr. superf. major gebildet und man bemerkt oft zwischen beiden eine Trennungsfurche. Die innere, dem Nerven zugewendete Fläche des Ganglions ist hilusartig ausgehöhlt und wie von zwei Lippen begrenzt.

Die Nervenzellen des Ganglions (Fig. 7 und 8) haben sich öfters in deutlichster Weise imprägniert. Sie zeigen genau den Typus der Spinalganglienzellen der Säuger und unterscheiden sich weder in Form noch in Grösse von den Elementen des in der Nachbarschaft gelegenen Ganglion Gasserii. Sie sind birnförmig, plump, mit dem spitzen Ende radiär gegen den Hilus hin gewendet. Die zu äusserst gelegenen Zellen zeigen der Oberfläche des Ganglions entsprechend eine Abplattung. Die Zellen sind bei der neugeborenen Maus schon alle unipolar. Der Fortsatz ist ziemlich derb, entspringt kegelförmig und zieht unter spärlichen, sanften Schlägelungen in der Richtung des Hilus hin. Hier und in den daran angrenzenden centralen Teilen des Ganglions erfolgt die T- oder genauer Yförmige Teilung des Ausläufers; die Zellen sind also pseudo-unipolar.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass das Ganglion geniculi ein echtes Spinalganglion ist. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit den früheren Erfahrungen von Retzius, sowie auch mit den Beobachtungen von His[1]) und Martin[2]), welche Forscher bei menschlichen und Katzenembryonen ebensolche bipolare Zellen im Ganglion gefunden haben, wie in den Spinalganglien.

Die wichtigste Frage ist nun, auf die weiterhin alles ankommt: wohin gehen die Teilungsäste. Diese Frage kann ich, um meinen Standpunkt gleich klarzulegen, nur mit einer Beschränkung beantworten: die Verfolgung der Ausläufer gelang mir nur bei einer Anzahl von Zellen, nicht bei allen. Überhaupt kommen ja bekanntlich bei der Golgi'sche Methode immer nur einzelne von den gleichartigen Elementen zur Ansicht. Ich kann also nur sagen, dass es Zellen mit solchem und solchem

---

1) W. His, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1887, p. 411.

2) P. Martin, Die erste Entwickelung der Kopfnerven bei der Katze. Österreich. Monatsschr. für Tierheilkunde. Jahrg. 15, 1890, p. 385.

Verlauf der Teilungsäste giebt, nicht aber, dass alle Zellen nur einen solchen Verlauf ihrer Äste besitzen können.

Dies vorausgeschickt, kann ich also mitteilen, dass bei den Zellen, die sich mitsamt ihren Teilungsästen imprägniert hatten,

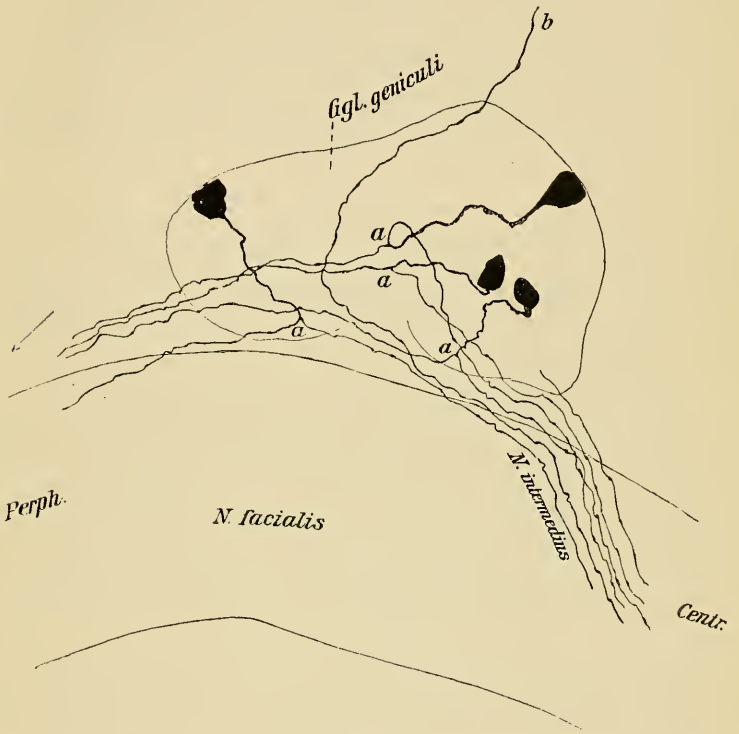


Fig. 8. Ganglion geniculi einer neugeborenen Maus. Unipolare Nervenzellen und die aus der Teilung ihres Fortsatzes hervorgehenden Intermediusfasern. *a* = Teilungsstellen; *b* = isoliert imprägnierte Faser des N. petrosus superf. major.

der eine Ast stets centripetal lief, der andere sich peripherisch dem Facialis zugesellte. Der centrale erschien fast immer, dem auch bei den Spinalganglienzellen nachgewiesenen Verhalten entsprechend, dünner als der peripherische. Der Austritt der beiden Äste erfolgte seltener aus dem Hilus, aber auch nicht ausschliess-

lich an den beiden dem Nerven zugewendeten Winkeln des Ganglinos, wie das Penzo in einer soeben erschienenen hauptsächlich auf Zerfaserung unter der Lupe beruhenden Arbeit[1]) angiebt; vielmehr benützen sie die ganze Basalfläche des Ganglions, mit Ausnahme des Hilus, zum Austritte. Die centripetalen Fasern vereinigen sich bald zu einem distinkten Bündelchen und bilden eben den N. intermedius; das Verhalten der centrifugalen in ihrem weiteren Verlaufe vermochte ich nicht zu ermitteln, doch scheint mir, dass sie sich mit den Elementen des N. facialis innig vermischen.

Der Schluss also, den ich aus meinen Beobachtungen ziehen kann, ist einstweilen der, dass das Ganglion geniculi zu dem N. intermedius gehört und dass es die aus seinen Zellen peripherisch hervorgehenden Fasern jedenfalls in der Hauptsache in den N. facialis sendet.

Ich kann nicht umhin, auf die grosse Ähnlichkeit hinzuweisen, die das Verhältnis von Facialis und Nervus intermedius mit dem gegenseitigen Verhalten eines zusammengehörigen Spinalwurzelpaares erkennen lässt; so möchte ich namentlich auf die Anlagerung des motorischen Nerven an das Ganglien, die Vermischung der beiden Faserkategorien jenseits des Ganglions hinweisen.

Was mit den aus dem Ganglion in den Facialis übergehenden Intermediusfasern weiterhin geschieht, darüber geben meine Präparate natürlich keinen Aufschluss; aber es ist meiner Ansicht nach nicht ausgeschlossen, dass die Golgibilder einmal auch in dieser Frage eine Entscheidung ermöglichen werden. Einstweilen ist die wahrscheinlichste Annahme, dass sie in der Hauptsache die Chorda tympani bilden, dafür sprechen die älteren physiologischen Untersuchungen von Duval, Vulpian,

---

[1]) R. Penzo, Über das Ganglion geniculi und die mit demselben zusammenhängenden Nerven. Anat. Anz. Jahrg. VIII, 1893, p. 738.

Ed. Schultze u. A., sowie auch die auf Zerfaserungen beruhenden Angaben von Sapolini[1]) und Penzo (a. a. O.). Daneben sind freilich noch zwei Möglichkeiten denkbar: es kann ein Teil jener sensiblen Fasern dem Facialis bis in seine Gesichtsverästelung hinein verbunden bleiben — bekanntlich ist der Gesichtsnerv gleich nach seinem Austritte aus dem Foramen stylomastoideun empfindlich — oder es können einzelne davon an der Kreuzungsstelle des Facialis mit dem Auricularis vagi in diesen übergehen.

An seiner konvexen Seite tauchen in das Ganglion zahlreiche, in viele Bündelchen gruppierte Fasern ein, die seine peripherischen Verbindungen darstellen. Auch darin muss ich Penzo entgegentreten, dass er diese Verbindungsäste, die er mit dem Kollektivnamen „N. petrosus superficialis major" bezeichnet, alle nur in den freien Winkel des Ganglions eintreten lässt; es ist richtig, dass das weitaus stärkste Bündel diesen Winkel zum Eintritt benutzt, aber daneben sieht man an Golgibildern auf der ganzen freien Fläche des Ganglions bald zerstreute, bald zu Bündelchen vereinigte Fasern eindringen.

Diese „Verbindungsfasern" treten an meinen Präparaten mit den Zellen des Ganglions nicht in Beziehungen; sie durchsetzen das Ganglion nur, wobei sie es freilich teilweise reichlich und in komplizierter Weise durchflechten. Darin tritt uns ein Strukturverhältnis entgegen, das den Spinalganglien fremd ist.

Diese Fasern zerfallen in drei Kategorien, wovon freilich nur die eine von den beiden andern recht scharf und unverkennbar gesondert ist.

1. Es ist das der N. petrosus superficialis major, ein selbstständiges, deutlich abgegrenztes Bündel, in Fig. 8 dargestellt.

[1]) Sapolini, Études anatom. sur le nerf de Wrisberg et la corde du Tympan ou un treizième nerf cranien. Journal de Médecine de Bruxelles. 1884.

Die Fasern dieses Nerven betreten in regelmässigem und parallelem Verlauf das Ganglion stets an der Stelle der stärksten Konvexität seiner freien Fläche, laufen senkrecht durch die Dicke des Ganglions durch, um sich im Hilus unter Bildung eines schönen Bogens centripetalwärts umzuwenden und im Anschluss an den N. facialis hirnwärts zu ziehen. Es ist mir nicht ganz

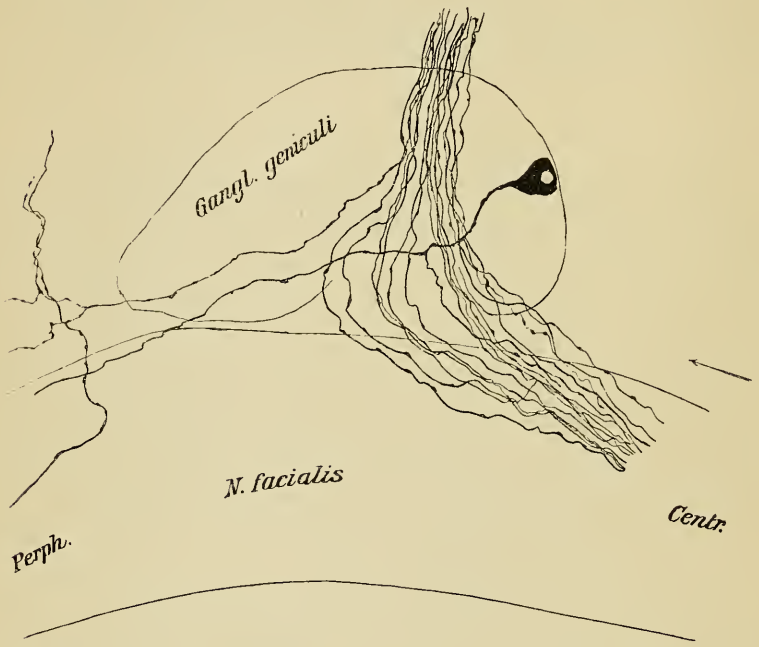


Fig. 8. Ganglion geniculi der neugeborenen Maus. N. petrosus superf. major.

klar geworden, ob sich das Bündel mit dem Facialis ganz vereinigt oder sich ihm nur in selbständigem Verlauf anlegt. Manchmal schien es mir sogar, als würde es sich mehr mit dem N. intermedius verbinden. — Im Hilus erfahren die Elemente des Bündels eine sehr charakteristische spindelförmige Auflockerung; sie kommt dadurch zu stande, dass, während die im Ganglion am proximalsten gelegenen Fasern schon vom Anfang

des Hilus an schöne, abgerundete Bogen bilden, die distalen erst nach geradliniger Durchsetzung des Hilus, in der Nähe des N. facialis umlenken, und zwar nicht bogenförmig, sondern mehr winkelig. Im Facialis erfolgt die Wiedervereinigung der aufgelockerten Fasern.

Obgleich ich das Bündelchen in seinem weiteren peripherischen Verlaufe nicht lange verfolgen konnte, so kann es doch wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir es mit dem richtigen N. petrosus superf. major zu thun haben. Über die Natur dieses Nerven, ob sensibel oder motorisch, geben meine Bilder natürlich keinen unmittelbaren Aufschluss. Die gangbare Ansicht geht bekanntlich dahin, dass der N. petr. superf. major einen echten motorischen Nerven, einen Ast des N. facialis darstellt und man hat ihm sogar die Innervation des M. levator veli palatini und levator uvulae zugeteilt, auf Grund der bekannten anatomischen Forschungen von Bidder, Nuhn, Arnold, Longet, Valentin, Frühwald[1]) u. A. Vom histologischen Standpunkte muss der motorische Charakter des Nerven in der That als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden. Denn bei der Annahme einer sensiblen Natur müssten die Ursprungszellen der betreffenden Fasern — nach Analogie der anderen cerebrospinalen sensiblen Nerven — ausserhalb des Gehirns in peripherischen Ganglien gesucht werden. Es ist aber nicht erdenklich, wo sie liegen sollten: im Ganglion sphenopalatinum, in das der N. vidianus übergeht, sind sie gewiss nicht enthalten, denn dieses Ganglion baut sich, wie in der nächstfolgenden Mitteilung dargelegt werden soll, aus sympathischen Zellen auf, die ihren nur in der Einzahl vorhandenen Nervenfortsatz in peripherischer und nicht in centraler Richtung entsenden. Sie könnten etwa im Ganglion Gasserii liegen und durch Vermittelung des

[1]) F. Frühwald, Über die Verbindung des N. petrosus superficialis major mit dem Genu nervi facialis. — Sitzungsberichte der Wiener Akademie p. Wissensch. LXXIV, 3. Abt. 1877, p. 9.

Ganglion sphenopalatinum in den Facialis gelangen; allein es wäre ganz merkwürdig und unbegreiflich, weshalb die centralen Ausläufer einen so komplizierten und in seinem Anfangsstück peripherisch gerichteten Verlauf zu ihrem Eindringen ins Gehirn benützen sollten.

Während wir es hier mit einem einzigen geschlossenen Bündelchen zu thun haben, handelt es sich bei den weiteren Verbindungen mehr um ein unregelmässiges Einströmen von Fasern in das Ganglion an der ganzen Konvexität seiner freien Fläche, wobei freilich die Fasern auch nicht einzeln, sondern zu mehreren Bündelchen gesammelt in das Ganglion eintauchen, und die Hauptmasse der Fasern auch wieder den Gipfelpunkt der Konvexität, den „vorderen Winkel" zum Eintritte benützt. Das Verhalten dieser Bündelchen innerhalb des Ganglions ist ein verschiedenes. Ein Teil davon, speziell die Mehrzahl derjenigen, die am vorderen Winkel eindringen, verhält sich ähnlich, wie die Bestandteile des N. petrosus superf. major, mit dem Unterschiede nur, dass die Umbiegung im Hilus nicht cerebralwärts, sondern im Gegenteil distalwärts in die Bahn des peripherischen Facialisstammes hin erfolgt; auch hier sehen wir eine Auflockerung der Bündel im Hilus. Der grösste Teil der Bündelchen aber zeigt ein unregelmässiges Verhalten, indem sie im Ganglion, während sie es durchsetzen, durch Teilungen der Bündel, Wiedervereinigung der Fasern u. s. w. einen förmlichen grobmaschigen Plexus bilden (nicht die einzelnen Fasern, sondern die Faserbündel!), der sich noch weiterhin in das Zwischengebiet zwischen Ganglion und N. facialis hinein fortsetzt. Einzelne Bündelchen scheinen unter arkadenförmiger Anordnung zurückzubiegen und aus dem Ganglion wieder auszutreten, oder nach einem kurzen Verlauf im Stamme des Facialis sich daraus, distalwärts vom Ganglion, wieder abzulösen. Im ganzen zeigen auch diese geflechtartig angeordneten Bündel die Tendenz, im N. facialis in peripherischer Richtung weiterzuziehen.

Verfolgt man nun einzeln die Elemente dieser beiden, nicht scharf zu sondernden Faserbündelgattungen, so findet man darin zwei Faserarten vertreten:

2. Fasern, die nach senkrechter Durchsetzung des Ganglions

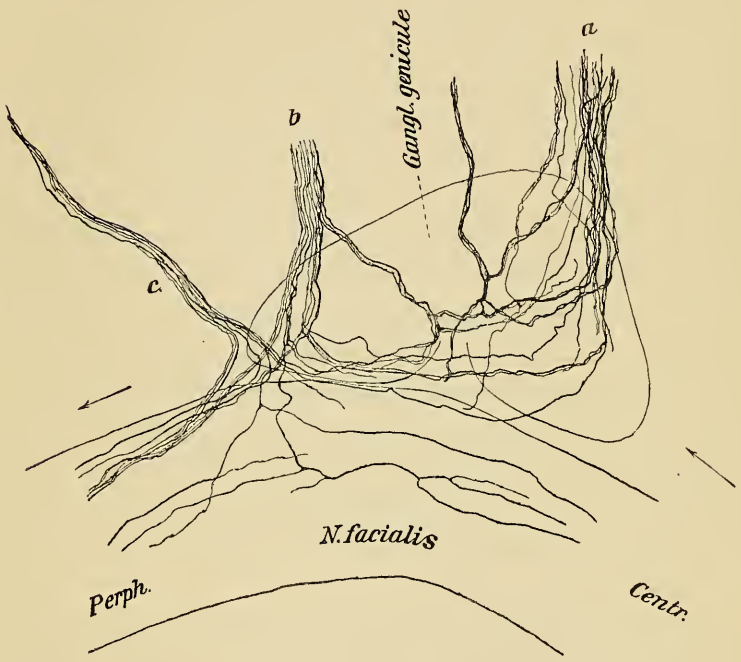


Fig. 9. Ganglion geniculi der neugeborenen Maus, mit imprägnierten sensiblen und sympathischen Fasern. *a* = Hauptbündel, das in das Ganglion an seinem vorderen Winkel eintritt; *b*, *c* = sekundäre Bündelchen.

centrifugalwärts umbiegen und ungeteilt im N. facialis peripherisch weiterverlaufen und

3. Fasern, die schon im Ganglion selbst sich manchmal in zwei Äste aufgabeln, noch häufiger aber im Stamme des N. facialis; die Teilung der Fasern im letzteren kann sich auch öfters wiederholen. Was das weitere Schicksal der Teilungs-

äste betrifft, so habe ich eine eigentliche Endigung derselben, ein freies Auslaufen von Fasern innerhalb des Ganglions nie mit Sicherheit nachweisen können, wohl aber ab und zu im Stamme des N. facialis selbst; in der Fig. 9 ist eine derartige Beobachtung wiedergegeben; die frei endigenden Teilungsäste breiten sich in der Längsrichtung des Nerven aus; durch die wiederholten Teilungen der Faser entsteht eine Ramifikationsform, die man mit einem einfachen, flächenhaft ausgebreiteten Endbäumchen vergleichen könnte. Dies ist aber ein seltenes Verhalten. In der Regel ziehen die Teilungsäste weiter und zwar manchmal so, dass der eine Ast proximal, der andere distalwärts zieht, viel häufiger aber ist, dass auch diese geflechtartig angeordneten Fasern sich dem Facialis in seinem peripherischen Verlaufe anschliessen. Manche sieht man aus dem Nerven bald wieder hinaustreten um mit dem in der Umgebung des Fallop'schen Kanales befindlichen Geflechte Verbindungen einzugehen. Diese letzteren Geflechte, die sich oft in zierlichster Weise imprägniert hatten, gehören offenbar der Dura mater der Schädelbasis, der Duralauskleidung des Fallop'schen Kanals und vielleicht auch als vasomotorische Nerven der Verästelung der A. meningea media an.

In welche Kategorie sollen wir nun die beiden zuletzt beschriebenen Fasergattungen teilen? Meiner Ansicht nach sind darin sowohl sensible wie auch sympathische vertreten. Ganz bestimmt sensible Elemente sind jene sub 2 beschriebenen Fasern, die das Ganglion senkrecht durchsetzen und dann schön regelmässig, bogenförmig in den peripherischen Teil des Facialis umbiegen. Woher mögen sie wohl kommen? Zwei Möglichkeiten bieten sich hier hauptsächlich: aus dem Ganglion petrosum des N. glossopharyngeus, durch Vermittelung des N. tymanicus, der Jacobson'schen Anastomose, des N. petrosus superf. minor und dessen Verbindung mit dem Ganglion geniculi (das Ganglion petrosum stellt nach den Untersuchungen von Retzius [a. a. O.

p. 388] und Van Gehuchten [a. a. O. S. 224] ein echtes Cerebrospinalganglion dar mit pseudo-unipolaren Nervenzellen); diese Fasern könnte man als Geschmacksfasern der Chorda tympani und der Gaumennerven in Anspruch nehmen; 2. aus dem Ganglion Gasserii, auf dem Wege des 2. Trigeminusiensastes, des Gangl. spheno-palatinum und des N. petrosus superf. major. Solche Fasern werden vielfach angegeben, allerdings auch von manchen, wie von Prévost, bezweifelt. In der schon oben citierten Arbeit nimmt Penzo sehr bestimmt Partei für diese Fasern. Ob es ihm wirklich gelungen ist, sie durch direkte Präparation, Zerzupfung mittelst Nadeln, vom Ramus II. durch das Ganglion spheno-palatinum hindurch bis zum Ganglion geniculi und auch darüber hinaus in den peripherischen Facialisstamm und sogar in die Chorda tympani zu verfolgen, scheint mir sehr zweifelhaft.

Aber ich glaube, dass auch die sub 3 angeführten Fasern zu einem Teile wenigstens sensible Elemente darstellen. Ihre Aufzweigungen innerhalb des N. facialis und in der Umgebung des Fallop'schen Kanales, ihre plexusförmige Verbindungen mit den in der Umgebung des Ganglion geniculi gelegenen Geflechten scheinen mir noch keinen Beweis dagegen zu bilden. Wir müssen annehmen, dass nicht nur die Epidermis der äusseren Körperbedeckung, nicht nur die Schleimhaut mit Empfindungsnerven ausgestattet ist, sondern dass auch alle inneren Organe, ja alle Stellen unseres Organismus, mit Ausnahme gewisser Gewebsarten, wie Knorpel, Knochen, von sensiblen Nerven durchzogen sind: die Erfahrungen der Chirurgie beweisen dies durch die Thatsache der Empfindlichkeit aller inneren Körperteile. Nun wird allerdings ein grosser Teil dieser sensibeln Elemente auf sympathische Fasern zurückzuführen sein, allein was hindert uns daran, anzunehmen, dass bei dieser visceralen Innervation auch direkte, aus den Cerebrospinalganglien entspringende Elemente beteiligt sind, namentlich an der Schädelbasis, wo so

viele sensible Äste nebeneinander einherlaufen und die zu innervierenden Teile gleich an den sensiblen Ursprungsganglien liegen.

Ich möchte also einen Teil der in Rede stehenden Fasern als Endverzweigungen des Ramus recurrens des Ramus supramaxillaris trigemini auffassen, den anderen Teil freilich auf sympathische Äste zurückführen.

IX.

ÜBER DAS

GANGLION SPHENOPALATINUM

UND DEN

BAU DER SYMPATHISCHEN GANGLIEN.

HIERZU TAFEL III, FIG. 2.

Über Form und Beschaffenheit der Nervenzellen des Ganglion sphenopalatinum liegt bisher meines Wissens nur eine einzige Angabe vor: die von Retzius[1]) aus dem Jahre 1880. Retzius hatte das Ganglion beim Schafe, der Katze und dem Menschen untersucht, aber nur bei den zwei ersten gelungene Isolationsbilder erhalten. Er fand multipolare Zellen, häufig auch bipolare und setzt hinzu, dass „solche bipolare Zellen in diesem Ganglion sehr gewöhnlich zu sein scheinen". Nach seiner Ansicht ist es unzweifelhaft, dass das Ganglion dem Kopfteil des Sympathicus angehöre.

Diese Ansicht hatte schon vorher viele Anhänger und ist auch jetzt als die herrschende zu bezeichnen; ihr huldigt die Mehrzahl der Anatomen, die sich über die Natur des Ganglions aussprechen, und zwar nicht auf Grund direkter histologischer Beobachtungen, sondern mit Rücksicht auf die Art seiner Verbindungen.

Van Gehuchten hat unlängst vermutungsweise eine andere Ansicht ausgesprochen. In seiner Zusammenstellung[2]) sagt er p. 419: „Le ganglion sphéno-palatin est généralement considéré comme une dépendance du système nerveux sympathique. On ignore cependant la forme des cellules nerveuses qui le constituent. Peut-être n'est-il qu'un petit ganglion cérébro-spinal.

[1]) G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abt. Jahrg. 1880, p. 391.

[2]) A. Van Gehuchten, Le système nerveux de l'homme. Lierre 1893, p. 419.

Il représenterait alors une partie du ganglion de Gasser détachée de ce ganglion dans le cours du développement."

So konnte die Frage nach der Natur des Ganglions bisher noch immer nicht als eine abgeschlossene betrachtet werden.

In letzter Zeit ist es mir nun gelungen, die Elemente dieses Ganglions am Kopfe der 8tägigen Maus an der Hand der Golgischen Methode in zufriedenstellender Weise darzustellen. Die Bilder die ich erhielt und von denen die beistehende Fig. 10 eine Anschauung giebt, sind so klar, dass durch sie die Frage nach dem Charakter des Ganglions, wie mir scheint, endgültig zur Entscheidung gebracht wird.

Wir finden bei der neugeborenen Maus ein auffallend stark entwickeltes Ganglion sphenopalatinum, was wohl mit der grossen Ausdehnung der Nasenschleimhaut, die doch hauptsächlich von den Ästen des Ganglions innerviert wird, zusammenhängt. Es erscheint auf dem Horizontalschnitte von länglicher Birnform, nach vorn zu sich dreieckig verbreiternd, hier manchmal auch durch seichte Einschnitte wie gelappt; nach hinten zu verschmälert es sich allmählich und erstreckt sich als dünner Überzug auf dem zweiten Trigeminusast fast bis zum Ganglion Gasserii. Es reicht vom Foramen rotundum bis zu den Choanen und wird medianwärts fast unmittelbar von dem Epithel der Rachenhöhle bedeckt, nur durch eine schmale, die Tunica propria der Schleimhaut repräsentierende Bindegewebslage davon getrennt. Auf der lateralen Seite ist es unmittelbar dem N. infraorbitalis bis zu seinem Eintritt in den Oberkiefer angelötet, wie etwa das Ganglion geniculi dem N. facialis. An einigen Schnitten kommt seine Verbindung mit dem Ganglion Gasserii sehr klar zum Ausdruck; der aus letzterem hervortretende zweite Trigeminusast ist von Anfang an gespalten, und zwar in den weitaus stärkeren Nervus infraorbitalis und einen schwächeren Ast, der in unmittelbarer Berührung mit dem letzteren nach vorne zieht, um sich bald in die hintere Spitze des Ganglion

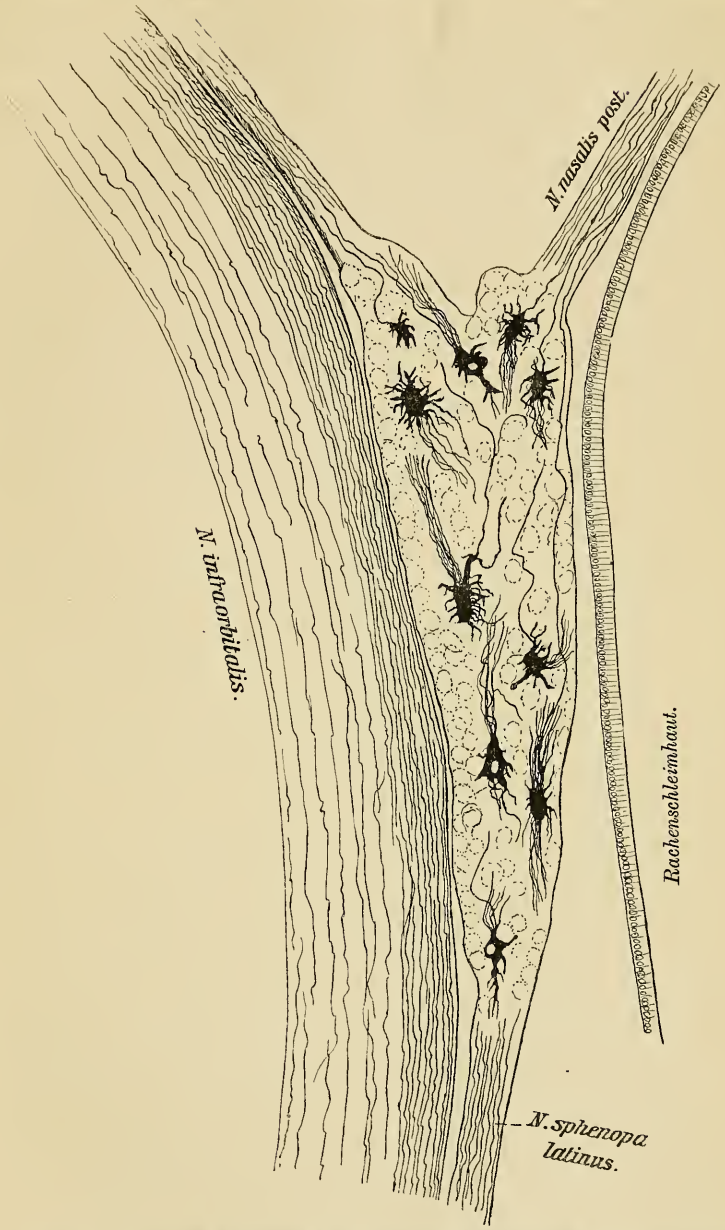


Fig. 10. Ganglion sphenopalatinum einer 8tägigen Maus mit imprägnierten Nervenzellen. Die das Ganglion durchsetzenden Fasern sind der Deutlichkeit halber nicht gezeichnet.

sphenopalatinum einzusenken; dieser stellt den hier verhältnismässig sehr kräftigen N. sphenopalatinus dar. — Vom vorderen, verdickten Ende des Ganglion sphenopalatinum und zwar von dessen medialem Winkel sieht man fast an allen Schnitten einen Ast sich ablösen, der in die Nasenhöhle eintritt und unter deren Schleimhaut nach vorn zieht. Er entspricht offenbar dem Nervus nasalis posterior.

An allen Schnitten, wo das Ganglion getroffen ist, zeigen sich darin mehrere imprägnierte Zellen und Faserbildungen. Die Zellen sind alle von multipolarem Typus und es mag hier vorweg das wichtigste Ergebnis, das sich aus meinen Beobachtungen ableiten lässt, mitgeteilt werden: dass wir es nämlich ganz bestimmt mit einem sympathischen Ganglion zu thun haben.

Indes mag auch diese Thatsache feststehen, so muss auch gleich auf der andern Seite hervorgehoben werden, dass die Zellen in ihrer Beschaffenheit von dem Typus, den wir an den Zellen des Grenzstranges des Sympathicus finden, ein wenig abweichen. Vor allem sind sie grösser als diese. Es sind plumpe, bald rundliche, bald eckige, bald mehr spindelförmige Elemente, die mit ihrer Längsachse, falls von einer solchen die Rede sein kann, stets sagittal gestellt sind. Von dem Umkreise ihres Körpers lösen sich in wechselnder, oft grösserer Zahl die Fortsätze ab, die mit Ausnahme eines einzigen, Dendriten sind. Diese Dendriten zerfallen aber in zwei sehr verschiedene Kategorien: in kurze und längere. Die kurzen strahlen vom Körper nach allen Richtungen hin auseinander, sind auffallend derb, rauh und endigen alle schon in der Nähe der Zelle gewöhnlich stumpf; sie sind so kurz, dass sie sich oft mehr wie Seitensprossen oder Stacheln, denn als eigentliche Dendriten ausnehmen. Wesentlich anders präsentieren sich die längeren Dendriten. Sie entspringen in der Regel büschelweise am vorderen und hinteren Pol der Zelle und laufen in parallelem und regelmässigem Lauf

eine Strecke miteinander, um dann endlich in unregelmässiger Weise oder blumenkelchartig auseinanderzufahren und mit freien Spitzen zu endigen. Sie sind von ganz anderem Aussehen als die kurzen Dendriten: dünner als diese, von ganz glattem und gradlinigem nervenfaserähnlichem Verlauf und man könnte sie in der That mit Nervenfortsätzen verwechseln, wenn ihre ausserordentlich grosse Zahl und der Umstand, dass sie nach einigem Verlauf zumeist noch innerhalb des Ganglions aufzuhören scheinen, ihre richtige Natur nicht klarlegte. Es wäre höchst merkwürdig, wenn es sich um lauter Nervenfortsätze handelte; wir hätten dann hier Zellen, die mit 10—15 oder mehr solchen Ausläufern ausgestattet sind. Sie laufen manchmal als geschlossenes Bündelchen weit von der Zelle weg, um aber, wie gesagt, noch im Ganglion ihr Ende zu finden. Nicht alle Zellen sind mit diesen büschelförmigen Dendriten versehen; an vielen fehlen sie oder sind atypisch entwickelt. Auch findet man die verschiedensten Übergangsformen zwischen den zwei Dendritenkategorien.

Wie verhält sich der Nervenfortsatz? An den meisten Zellen gelang es mir nicht, ihn aufzufinden, sei es, dass er unimprägniert geblieben war, sei es, dass er nicht in den Schnitt fiel oder, nur in seinem Anfangsstück imprägniert, aus dem Büschel der gleich glatten und sonst auch sich ähnlich verhaltenden büschelförmigen Dendriten nicht herausgefunden werden konnte. Nur bei einer geringen Zahl von Zellen war es möglich, einen Ast aus der Verästelung auftauchen sehen und einzeln auf längere Strecken von der Zelle weg verfolgen zu können, ab und zu sogar aus dem Ganglion hinaus. Ich kann nun natürlich nicht mit voller Bestimmtheit sagen, dass sich alle Zellen, die nur irgend im Ganglion enthalten sind, so verhalten, wie die wenigen, bei denen mir diese Verfolgung gelungen war, indes wird es wohl jeder am wahrscheinlichsten bezeichnen müssen, dass eine Zelle als Beispiel für alle gelten kann. Zwei wichtige Thatsachen haben

sich dabei ergeben: 1. dass stets nur ein einziger Fortsatz aus dem Ganglion hinaus verfolgt werden kann, also nur ein einziger Nervenfortsatz vorhanden ist; 2. dass er stets am vorderen Pol der Zelle entspringt und aus dem Ganglion in peripherischer Richtung, im vorliegenden Falle in der Bahn des N. nasalis posterior, austritt. Durch den Nachweis des nur in der Einzahl vorhandenen Nervenfortsatzes ist der Anschluss des Ganglion sphenopalatinum an die sympathischen Ganglien gesichert; würde es sich um eine dendritische Abart von cerebro-spinalen Ganglienzellen handeln, so dürfte der centrale Ausläufer nicht fehlen.

Wir können es also als sichere Thatsache hinstellen, dass in dem Ganglion sphenopalatinum Zellen enthalten sind, die ihren Nervenfortsatz in die Nasenschleimhaut und in die des Gaumens senden, wo er sich im Epithel frei aufzweigt.

Noch möchte ich die Beobachtung einschalten, dass ich in einem Falle an dem Nervenfortsatze unweit von seinem Ursprunge einen freien, rechtwinklig abgehenden und nach einigem Verlauf zwischen den benachbarten Zellen endigenden Kollateralast wahrgenommen habe.

Die Ganglien erscheinen von zahlreichen Fasergebilden durchsetzt, und zwar nicht in so unregelmässiger Weise, wie die Ganglien des Grenzstranges, sondern in regelmässiger sagittaler Richtung. Ein Teil davon stellt ohne Frage Nervenfortsätze der im Ganglion enthaltenen Zellen dar, die sich ohne ihre Zellen imprägniert hatten; ein anderer ansehnlicher Teil wird wohl auf die oben beschriebenen nervenfaserähnlichen „langen Dendriten“ zurückzuführen sein, ein dritter Teil aber jedenfalls auf Elemente, die vom N. sphenopalatinus, also vom Ganglion Gasserii her in unser Ganglion eindringen. Wie verhalten sich diese im letzteren? Ich habe Anhaltspunkte dafür gewonnen, dass ein Teil davon und zwar ein ansehnlicher, das Ganglion

einfach durchsetzt, an einigen habe ich aber entschieden wiederholte Teilungen mit freiem Auslaufen der Äste, also eine freie Endaufzweigung innerhalb des Ganglions, namentlich in seinem hinteren Gebiet nachweisen können. Indes habe ich dafür auch Anhaltspunkte gewonnen, dass diese einfachen baumförmigen Verästelungen der Fasern nicht die einzige Endigungsweise der cerebralen Fasern im Ganglium sphenopalatinum darstellen. Diese Anhaltspunkte bestehen in einer hochinteressanten Beobachtung, die ich ein einzigesmal zu machen Gelegenheit hatte. Im hintersten Teil des Ganglions fand ich einmal eine wunderschöne korbförmige Anordnung der Fasern, einen echten „pericellulären Faserkorb". Fig. 11 giebt davon, wenn auch in unvollkommener Weise, eine Anschauung. Der Korb zeigte eine sehr regelmäsige Anordnung mit hauptsächlich cirkulärem Verlauf der Fibrillen und entsprach in seinem Umfange genau der Grösse der benachbarten Zellen. An das proximale Ende des Korbes trat eine einzige, stärkere Faser heran: aus der Aufsplitterung dieser ging offenbar der Korb hervor. Die Faser liess sich nicht weit verfolgen, sie hörte bald auf, aber das imprägnierte Stückchen ging bestimmt cerebralwärts.

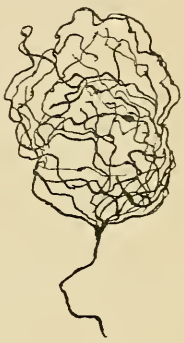


Fig. 11. Pericelluläre Endverästelung einer sensiblen Trigeminusfaser im hintersten Abschnitt des Ganglion sphenopalatinum. Von der 8tägigen Maus.

Der rege Eifer, mit dem man in den letzten Jahren sich bemüht hat, den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane mit der eine so reiche Ausbeute versprechenden Golgi'schen Methode zu erforschen, ist auch dem N. sympathicus zu Gute gekommen, Wenn uns auch das eigentliche Wesen des

Sympathicus, seine Verbindungen, der Zweck der ganzen Einrichtung nach wie vor noch rätselhaft ist, so sind wir wenigstens in einem Punkte zur Sicherheit gelangt: in Betreff der Form und Verästelungsweise der in den Ganglien des Querstranges befindlichen sympathischen Nervenzellen. v. Kölliker[1]) gebührt das Verdienst, die Golgi'sche Methode hier zuerst in Anwendung gezogen zu haben. Aus den Forschungen v. Kölliker's gingen namentlich zwei Thatsachen mit Bestimmtheit hervor: der multipolare Typus der Zellen und ihr Zusammenhang mit schmalen marklosen Nervenfasern. Die weiteren Fortschritte knüpfen sich vor allem an Ramón y Cajal's[2]) Namen. Nach einigen Schwankungen kam Cajal dazu, den Satz aufstellen zu können, dass die sympathischen Ganglienzellen beim Säuger und Vogel zwar multipolar sind, dass aber von ihren Fortsätzen stets nur ein einziger den Charakter eines Nervenfortsatzes trägt und aus dem Ganglion hinaus als sympathische Faser weiterzieht. Sie schliessen sich dadurch aufs engste an die centralen Nervenzellen an.

Nicht lange blieb Cajal's Angabe ohne Bestätigung. Bald konnten sich dem gefeierten spanischen Forscher in Bezug auf diesen wichtigen Befund Van Gehuchten[3]) und Retzius[4]) vollkommen anschliessen, und eine vor kurzem erschienene Arbeit

---

[1]) A. Kölliker, Histologische Mitteilungen, Sitzungsberichte der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg, Oktober 1889, p. 166.

[2]) S. Ramòn y Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. I. Estructura y conexiones de los ganglios simpaticos. VI. Algunas detallos mas sobre las celulas simpaticas. Barcelona 1891. — Derselbe: Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos. Barcelona 1891.

[3]) A. Van Gehuchten, Les Cellules nerveuses du Sympathique. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 83.

[4]) G. Retzius, Über den Typus der sympathischen Ganglienzellen der höheren Tiere. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, III, Stockholm 1892. S. 57. — S. auch: Zur Kenntnis der ersten Entwickelung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biol. Unters., Neue Folge, V, 1893, S. 53.

von L. Sala[1]), einem Schüler von Golgi, enthält eine weitere Konstatierung der genannten Thatsache.

Ich selbst habe in den letzten Monaten Beobachtungen anstellen können, die mich mit voller Bestimmtheit von der Richtigkeit der Cajal'schen Entdeckung überzeugt haben. Ich will die Hauptergebnisse meiner Forschungen hier in aller Kürze mitteilen, wenn sie vielleicht auch nach den Darstellungen der soeben namhaft gemachten Forscher nichts fundamental Neues enthalten sollten. Wir stehen hier so wichtigen Thatsachen gegenüber, dass auch eine Konstatierung von Wert sein muss.

Meine Erfahrungen beziehen sich auf das Hühnchen und die Maus; beim Hühnchen habe ich die Zellen der sympathischen Ganglien zuerst am zehnten Tage darstellen können, die schönsten Bilder lieferten mir die Ganglien des 15tägigen Hühnchens. Von der Maus habe ich hauptsächlich neugeborene Tiere benützt und zwar untersuchte ich das erste Halsganglion an Horizontalschnitten der Schädelbasis.

Behandelt man den Halsteil von 10—15tägigen Hühnerembryonen oder (nach Entfernung der Eingeweide und der vorderen und seitlichen Körperwand) Stücke des Rumpfes nach der Golgi'schen Methode, wobei man sich am besten der von Cajal eingeführten doppelten oder dreifachen Methode bedient, so erhält man oft sehr instruktive und zierliche Bilder. Denn nicht nur im Rückenmarke erscheinen dann die bekannten schwarzen Zeichnungen, sondern auch in vielen Teilen des peripherischen Nervensystems gelangen Zellen und Fasern zur Ansicht. So schwärzen sich die Elemente der vorderen und hinteren Wurzeln, letztere mit ihren Spinalganglien, worin man sehr häufig imprägnierte Nervenzellen in allen Stadien des

[1]) L. Sala, Sulla fina anatomia dei gangli del simpatico. Monitore Zoologico Italiano. Anno II. 1892.

Unipolarisationsvorganges finden wird. Man kann weiterhin die Art der Vereinigung der beiden Wurzeln zum gemischten Spinalnervenstamme, den Anteil, den die beiden Wurzeln an der Bildung der einzelnen Äste nehmen, leicht erforschen. Stets wird man, bei gelungener Färbung, einzelne motorische Fasern aus den Wurzeln direkt bis zu ihrer Endigung an den Muskeln verfolgen können, während es sehr selten gelingt, die Endigungen der sensiblen Nerven direkt zu beobachten.

Schliesslich, und darauf kommt es uns hier hauptsächlich an, erhält man sehr lehrreiche Anschauungen von den Ganglien des Grenzstranges, indem sich darin häufig die Zellen imprägniert zeigen und zwar ab und zu so gelungen, dass man ihren Nervenfortsatz aus dem Ganglion hinaus eine Strecke weit verfolgen kann.

Die Verästelungsweise der Spinalnerven ist beim Hühnchen, wie ich sehe, verschieden im Halsteil und im Rumpfgebiet Hier wie dort scheint mir aber vor allem ein Ramus communicans zu fehlen; das Ganglion ist direkt an die mediale Seite des ventralen Astes angelötet. Im Halsteil (Tafel III, Fig. 2) zerfällt der Spinalnerv gleich unter dem Ganglion in drei Äste: 1. in den schwächsten dorsalen Ast, der sich um das Ganglion herumkrümmt und in dorsalwärts gerichtetem Lauf gegen die hintere Mittellinie hinstrebt, wobei sich von ihm successive Äste für die Rückenmuskulatur ablösen, 2. einen quer nach aussen ziehenden Ast, der sich, unter Abgabe von Muskelzweigen für die seitliche Muskulatur, bis zur Haut verfolgen lässt, unter der er aber wieder nach hinten umbiegt, 3. einen starken geradeaus ventralwärts ziehenden Ast, dem das sympathische Ganglion auf der medialen Seite angelötet ist, und der sich darunter bald in einen medialen und einen lateralen Zweig teilt, deren weitere Schicksale nicht gut bestimmt werden konnten.

Die Äste 2 und 3 bilden offenbar miteinander den ven-

tralen Ast der Spinalnerven und ich werde sie daher als medialen und lateralen Ast des Ramus ventralis bezeichnen.

Die beiden Wurzeln beteiligen sich nun durchaus nicht zu gleichen Teilen an der Bildung dieser Äste. Der Ramus dorsalis ist fast ausschliesslich motorisch; nur selten gelingt es, Fasern nachzuweisen, die aus dem Spinalganglion in diesen Ast zurückbiegen.

Der Ramus lateralis ist überwiegend motorisch, doch enthält er schon eine grössere Zahl sensibler Elemente.

Der Ramus medialis ist hauptsächlich sensibel; die aus den Spinalganglienzellen hervorgehenden Fasern sammeln sich trichterförmig zu einem Stämmchen zusammen und treten fast ganz in diesen Ast ein. Doch nimmt an seiner Zusammensetzung, namentlich an der seiner medialen Hälfte, auch ein Bündelchen der motorischen Wurzel Teil.

Einfacher liegen die Verhältnisse im Rumpfgebiet: der Ramus lateralis fehlt hier, wir haben nur zwei Äste, einen sehr viel schwächeren dorsalen, der wie im Halsstück, gleich das Ganglion umkreist, und einen dicken Ramus ventralis; der medialen Seite des letzteren direkt angefügt liegt das sympathische Ganglion; ein Ramus communicans fehlt auch hier.

Die Zellen im Ganglion des Grenzstranges sind alle beträchtlich kleiner als die Spinalganglienzellen; merkwürdigerweise finde ich sie am 10. bis 12. Tage etwas voluminöser als am 15., so dass ich annehmen muss, dass sie in dieser Periode nicht nur relativ gegenüber dem Gesamtwachstum des Körpers zurückbleiben, sondern auch absolut etwas an Masse einbüssen, was man sich etwa als einen Effekt der Längenzunahme ihres auf Kosten des Zellkörpers sich entwickelnden Nervenfortsatzes vorstellen könnte. Vielleicht handelt es sich aber bloss um das Resultat einer mangelhaften Entwickelung der 15 Tage bebrüteten Hühnchen, die ich untersucht hatte. Es wird gewiss von hohem

Interesse sein, die Erfahrungen anderer Forscher über diesen Punkt zu hören.

Die Zellen sind alle multipolar; ihre Fortsätze zerfallen in Dendriten und den stets in der Einzahl vorhandenen Nervenfortsatz. Ich vermag also Cajal's wichtige Entdeckung vollkommen zu bestätigen; die Bilder, die ich erhielt, sind so klar, dass hierüber kein Zweifel bestehen kann. Ich habe in Fig. 2 Taf. III mehrere Zellen in situ dargestellt; die Zeichnung ist durchaus nicht schematisiert oder vereinfacht.

Ihre Form ist verschieden; sie können rundlich, eckig, aber auch länglich sein. Ihr Kontur zieht sich stets dem Ursprung der Dendriten entsprechend in Zacken aus. Besonders plump erscheinen die randständigen Zellen, wie Zelle *c* der Figur 2, Tafel III.

Die Dendriten sind verschieden an Zahl, 5—10. Sie sind in der Regel dick und kurz; manche davon endigen ungeteilt, andere gabeln sich noch ein- oder zweimal auf. Sie sind viel glatter, als die centralen Dendriten und es ist manchmal nicht leicht, sie von dem Nervenfortsatz auf den ersten Blick zu unterscheiden. Man könnte vermuten, dass diese kurzen, rudimentären Dendriten nur Entwickelungsformen darstellen und sich später noch zu stärkeren Ästen entfalten. Allein dagegen spricht, dass bei dem schon achttägigen, also in der Entwickelung schon sehr vorgeschrittenen Kaninchen, bei dem es mir auch gelang, die sympathischen Nervenzellen darzustellen, ihr Typus genau derselbe ist, wie hier.

An den in den oberflächlichsten Lagen des Ganglions befindlichen Zellen legen sich die nach aussen gerichteten Dendriten mit sehr charakteristischen, stark ausgesprochenen Endknöpfchen (siehe Zelle *c* und *d*) der bindegewebigen Hülle an.

Der Nervenfortsatz entspringt in der Regel nicht unmittelbar vom Zellkörper, sondern von einem protoplasmatischen Stämmchen. Er ist, genau wie derjenige der centralen Nerven-

zellen, glatt und gleichmässig. Es ist mir nicht gelungen, Kollateraläste daran in der Nähe der Zelle nachzuweisen. Was oben für den Zellkörper gesagt wurde, gilt auch für den Fortsatz: auch er erscheint früher dicker als später. Am 10. Tage zeigt er dieselben Breitendimensionen, wie etwa der Fortsatz der Vorderhornzellen; schon am 14. Tage erscheint er beträchtlich dünner und unterscheidet sich dadurch sehr ausgesprochen von den spinalen Fasern.

Wohin zieht nun der Nervenfortsatz? Ich vermag auch diese Frage nur insoweit zu beantworten, dass ich mitteile, was ich gesehen habe, womit natürlich die Nichtexistenz von anderweitigen Verlaufsarten nicht behauptet werden soll.

An meinen Präparaten vermochte ich drei verschiedene Richtungen des Verlaufs nachzuweisen:

1. Äusserst selten und auch nicht mit voller Sicherheit sah ich Zellen, deren Fortsatz in einen sich vom Ganglion peripherisch gegen die Eingeweide hin ablösenden Aste einzutreten schien.

2. An frontalen Längsschnitten vom 15tägigen Hühnchen überzeugte ich mich, dass an manchen Zellen der Nervenfortsatz die Längsrichtung einschlägt und auf- oder absteigend durch den Ramus internodialis in das nächstliegende Ganglion eindringt.

3. Die gewöhnlichste Art der Verlaufsrichtung scheint diejenige zu sein, die ich in der Fig. 2 der Tafel III wiedergegeben habe. Ich glaube, dass das der eigentliche Verlaufstypus der sympathischen Fasern ist. Ich habe darüber an Querschnitten die klarsten Anschauungen gewonnen und den Fortsatz oft mit aller Deutlichkeit weit aus dem Ganglion hinaus verfolgen können. Es handelt sich hier um einen peripherischen Verlauf, und zwar in der Bahn des ventralen Astes des Spinalnerven. Der Fortsatz entspringt in der Regel an der proximalen Seite der Zelle und verlässt auch das Ganglion an seiner hinteren

Seite oder wenigstens an der proximalen Hälfte seiner an den ventralen Ast befestigten Fläche. Er gelangt in die Bahn des ventralen Astes und läuft darin stets ein Stückchen centralwärts.

Einfach ist nun die Sachlage im Rumpfgebiet, wo es nur einen einzigen ventralen Ast giebt. Wir sehen den Fortsatz nach einem kurzen medullarwärts gerichteten Verlauf, innerhalb der Breite des mächtigen Ventralastes schlingenförmig zurückbiegen und mit den Fasern dieses letzteren untermischt in peripherischer Richtung weiter ziehen. Der Komplex dieser Fortsätze präsentiert sich als ein hübsches Bündelchen, das sich durch die zarte Beschaffenheit seiner Elemente, sowie auch durch seinen winkelig gebogenen, sich mit dem der spinalen Fasern kreuzenden Verlauf von den Elementen des ventralen Astes scharf abhebt. In dem dorsalen Ast sieht man nie Fasern aufsteigen.

Eine kleine Komplikation tritt uns im Cervikalteil (Tafel III, Fig. 2) infolge der Spaltung des ventralen Astes in zwei Zweige entgegen. Hier tritt nun eine Trennung des aus den Fortsätzen der sympathischen Zellen bestehenden Bündelchens in zwei Abteilungen ein: ein Teil der Fasern biegt schon im medialen Ast, in der Nähe des Ganglions, schlingenförmig um, um in diesem in centrifugaler Richtung weiterzuziehen, eine andere Gruppe von Fasern steigt fast bis zum Spinalganglion empor, bis zur Stelle, wo der laterale Ast des Ramus ventralis abgeht und lenkt nun unter winkeliger Knickung in diesen ein.

Ehrlich[1]) und Cajal[2]) beschrieben beim Frosche resp. bei der neugeborenen Maus freie Faserverästelungen in den Spinalganglien, die die Zellen der letzteren korbartig umfassen. Cajal führt sie auf sympathische Elemente zurück, die von den Ganglien des Grenzstranges her in die Spinalganglien ein-

1) P. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1886, Nr. 4.

2) S. R. y Cajal, Pequeñas comunicaciones anatómicas. Barcelona 1890.

dringen sollen. Es ist mir bisher nicht gelungen, weder pericelluläre Körbe an den Spinalganglienzellen darzustellen, noch aber vom Sympathicus her Fasern in das Spinalganglion eindringen zu sehen. Retzius und Van Gehuchten berichten in dieser Beziehung auch nur über negative Resultate und es scheint, dass sich diese Fasern sehr schwierig darstellen lassen. Dass sie da sind, können wir wohl nach der bestimmten Äusserung R. y Cajals wie auch nach der beweiskräftigen Zeichnung, die er davon giebt, nicht bezweifeln.

Auch nach der motorischen Wurzel hin sah ich niemals Fortsätze der sympathischen Zellen hinlenken und so ist das Ergebnis, zu dem ich kam, dass die aus den Zellen des Grenzstranges entspringenden Fasern hauptsächlich peripherisch und zwar in der Bahn des ventralen Astes weiterziehen.

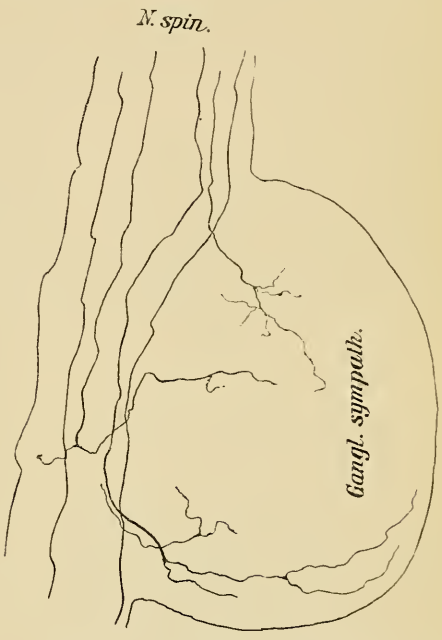


Fig. 12. Verästelung spinaler Nervenfasern im Innern eines Ganglion sympathici. Vom 10tägigen Hühnchen.

Wenn aber der Nachweis geführt wird, dass die sympathischen Zellen durch ihren Hauptfortsatz nur zu der Peripherie in Beziehung stehen, so muss schon a priori angenommen werden, dass andere Einrichtungen vorhanden sind, wodurch die aus so vielen physiologischen und pathologischen Erfahrungen unabweislich hervorgehenden Beziehungen mit dem Centralorgan getragen werden und man wird von vornherein vermuten dürfen, dass

hierbei spinale Elemente im Spiele sind, die in die sympathischen Ganglien eindringen um sich zwischen deren Zellen zu verzweigen und so jenen Konnex herzustellen.

Diese Voraussetzung erhält durch die direkte Beobachtung ihre Bestätigung. In der Fig. 12 sind einige von den Beobachtungen, die ich nach dieser Seite hin habe machen können, wiedergegeben. Man sieht aus dem ventralen Ast der Spinalnerven drei vom Rückenmarke her kommende Fasern in das Ganglion einbiegen, um darin bald in mehrere Zweige zu zerfallen und frei zu endigen. Diese Fasern sind schon von Ramón y Cajal[1]) beschrieben worden. Cajal führt sie auf die vordere Wurzel zurück; ich war nicht so glücklich, hierüber zur Gewissheit gelangen zu können, indem ich die betreffenden Fasern nie mit voller Sicherheit bis zur Stelle hinauf verfolgen konnte, wo sich die beiden Wurzeln trennen. In zwei Fällen schien es mir, als handelte es sich gerade umgekehrt um Fasern, die aus dem Spinalganglion kommen, also um sensible Fasern, doch kann ich dies nicht mit voller Bestimmtheit vertreten.

Fig. 13. Sympathisches Ganglion vom Rumpfteil eines 14tägigen Hühnchens. Verästelung von Nervenfasern, die aus einem anderen sympathischen Ganglion kommen und in das abgebildete Ganglion an seiner vorderen Seite eintreten.

Von einer faserkorbartigen Anordnung im Inneren des sympathischen Ganglion vermochte ich beim Hühnchen nichts wahrzunehmen; es handelte sich immer um einfache Aufzweigungen.

[1]) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones etc. p. 10.

Eine zweite Kategorie von Fasern, die sich im Ganglion frei aufsplittern, sah ich einigemale von der vorderen Seite her, in der Bahn der von den Ganglien ausgehenden peripherischen Ästen in sie eintreten. Sie sind in der Fig. 13 veranschaulicht. Wir haben es hier offenbar mit den Fortsätzen von anderweitig, etwa in den visceralen Ganglien gelegenen sympathischen Zellen zu thun. Auch hier lagen einfache Endbäumchen, nicht Faserkörbe vor, wobei die Endäste manchmal auffallende Verdickungen zeigten, an den Stellen, wo sie sich an die Zellen anlegten.

Diese Faserkategorie wird von Cajal nicht erwähnt. Hingegen beschreibt der spanische Forscher Fasern, die vom ventralen Aste der Spinalnerven her rückläufig in das Ganglion gelangen und darin in Endverästelungen zerfallen, Fasern die wieder ich nicht gesehen habe.

Weniger ausgiebig waren meine Beobachtungen an dem Sympathicus des Kaninchens. Die Komplikation ist hier schon eine enorme und namentlich erscheinen die Ganglien von einem dichten, in der Hauptsache wohl marklosen Nervengeflecht durchsponnen, das der Untersuchung grosse Schwierigkeiten bereitet. Gleichwohl gelang es mir, folgende Punkte festzustellen:

1. Die Zellen zeigen in Form und Verästelungsweise einen ähnlichen Typus, wie beim Hühnchen (Fig. 14 und 15), auch hier haben wir es mit multipolaren Zellen, mit kurzen, wenig verzweigten Dendriten zu thun.

2. Der Nervenfortsatz ist stets in der Einzahl vorhanden und verlässt das Ganglion mit anderen seinesgleichen zu Bündelchen vereinigt. Manchmal zeigt der Nervenfortsatz nicht weit von seinem Ursprunge einen Kollateralast.

3. Man sieht in den Ganglien zahlreiche Faserverästelungen, deren Provenienz einzeln sehr schwer eruierbar ist. Die Ver-

Fig. 14 und 15. Nervenzellen aus dem Ganglion cervicale primum der neugeborenen Maus.

ästelungen zeigen oft ein derartiges Verhalten, dass die Zellen durch sie wie von Körben umsponnen werden. Namentlich sieht man oft ein aus auffallend starken Fasern bestehendes Bündel in das Ganglion eindringen, das sich darin frei aufzweigt und in dessen sehr dichten Verästelungen jener Korbtypus unverkennbar ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das fragliche Bündel ein spinales ist; ob von der vorderen oder hinteren Wurzel her, bleibt freilich unentschieden.

In keinem einzigen Falle gelang es mir aber, in dem Ganglion cervicale primum diese korbartigen pericellulären Endigungen mit solcher Klarheit und in so ausgesprochener Form zur Ansicht zu bringen, wie im Ganglion sphenopalatinum. Gleichwohl habe ich mich von der Existenz derartiger Endigungen überzeugt, und wenn ich meine Erfahrungen am Hühnchen und am Kaninchen zusammenfasse, so möchte ich den Satz aufstellen, dass die spinalen Fasern in den sympathischen Ganglien auf zweierlei Art endigen können: durch einfache Verzweigungen mit einfachen Endspitzen und unter Bildung von typischen Endkörben um die sympathischen Zellen herum.

Ähnliche Endkörbe zeichnet auch L. Sala in seiner oben citierten Arbeit (Fig. 6, p. 17), doch erscheinen die die Zellen umspinnenden Fasern an den Bildern, die Sala giebt, etwas derber, als ich sie gesehen habe.

Das Rätsel des sympathischen Nervensystems ist noch immer nicht befriedigend aufgeklärt, aber die Erfahrungen, die die embryologischen und histologischen Forschungen, vor allem die mit der Golgi'schen Methode angestellten in den letzten Jahren hierüber ergaben, haben uns doch ein beträchtliches Stück zur Erkenntnis nähergebracht. Wichtige Aufschlüsse lieferte zunächst die Entwickelungsgeschichte in den Händen von His Vater und Sohn. Den Mutterboden für die sympathischen Ganglien bilden

die „Ganglienanlagen", die Vorläufer der Spinalganglien. Aus diesen wandern die mit einem überraschenden aktiven Wanderungsvermögen ausgestatteten sympathischen Elemente zu jener Stelle zu beiden Seiten der Aorta hin, wo sie sich allmählich zu den Ganglien des Grenzstranges zusammenfügen, und auch in die Eingeweide und das Herz hinein, deren sympathische Ganglien bildend.

Die Zellen, die wohl während ihres Auswanderns fortsatzlos sind, treiben, an Ort und Stelle angekommen bald Ausläufer, und zwar sind diese doppelter Art: kurze Ausläufer, Dendriten, und an jeder Zelle je ein langer, ein echter Nervenfortsatz, der zu einer Remak'schen Faser wird. Er schlägt eine peripherische Richtung ein, wobei er zu seinem Verlauf hauptsächlich die Bahn des ventralen Astes der Spinalnerven benützt, aber auch mit anderen seinesgleichen zu selbstständigen, sich direkt vom Ganglion ablösenden Bündelchen sich vereinigt. Seine Endigung ist offenbar eine mannigfaltige: sie erfolgt in der Wandung der Blutgefässe, in der glatten Muskulatur des Darms, den Darmzotten u. s. w.

Zwischen den sympathischen Ganglien und dem Centralnervensystem leiten sich aber segmentale Beziehungen ein, durch die auch der Sympathicus später dem physiologischen und pathologischen Einflusse des Gehirns und des Rückenmarkes unterworfen bleibt. Wir dürfen sie uns auf Grund der neuesten Erfahrungen so vorstellen, dass von dem entsprechenden spinalen Nervenstamme her Fasern in die Ganglien eindringen, um sich zwischen ihren Zellen frei zu verästeln, wobei sie teilweise mit ihren Endzweigen die Zellen zu dem Zwecke eines ausgiebigeren Kontaktes geflechtartig umspinnen.

Die wichtigste Frage wird nun sein, aus welcher Wurzel diese Fasern herstammen: aus der motorischen, der sensiblen, oder aus beiden. Denn die Entscheidung in dieser histologischen Frage muss auch für Beurteilung der Funktion des Sympathicus

wenn auch nicht ganz ausschlaggebend, so doch von Einfluss sein. Auf diesen Punkt wird die einschlägige Forschung in der nächsten Zeit ihre Aufmerksamkeit zu konzentrieren haben.

W. His hält den Sympathicus für sensibel. In seiner zusammenfassenden Arbeit über das Kopfproblem [1]) sagt er p. 412: „Da die vom Sympathicus innervierten Muskelgebiete vom Gehirn und vom Rückenmarke aus erregt werden können, und da es andernteils unwahrscheinlich ist, dass die sympathischen von den ihnen genetisch verwandten spinalen Ganglienzellen funktionell völlig verschieden sein sollen, so lässt sich vermuten, dass die eigentlichen Ganglienfasern des Sympathicus nicht motorisch, sondern centripetalleitend (excitomotorisch im Sinne von M. Hall) sind."

Ich möchte hier gleich bemerken, dass meiner Ansicht nach die Herkunft der sympathischen Elemente aus derselben Anlage, wie die der sensiblen Spinalganglienzellen, noch keine Konsequenzen in Bezug auf ihre Funktion in sich schliesst. Ich betrachte die Ganglienanlage als eine indifferente Matrix, eine Ansammlung von Keimzellen, woraus sich die funktionell verschiedenartigsten Nervenzellen entwickeln können. Die Zellen erhalten ihren besonderen Charakter erst durch die Art des Verlaufs ihres sich anlegenden Fortsatzes.

Auch W. His jun. [2]) hat sich in seinem auf der Wiener Anatomen-Versammlung gehaltenen Vortrage für die sensible Natur des gesamten Sympathicus ausgesprochen, wobei er sich hauptsächlich auf die Thatsache stützte, dass das Herz des Embryos, bevor es noch eine einzige Ganglienzelle enthält, zu schlagen anfängt. In der Diskussion hat His weiterhin noch

---

[1]) W. His, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv f. Anat. und Physiologie. Anat. Abt. 1887. S. 379.

[2]) W. His jun, Über die Entwickelung des Sympathicus bei Wirbeltieren mit besonderer Berücksichtigung der Herzganglien. Anatom. Anzeiger. Jahrg. VII, 1892, Ergänzungsheft. S. 69.

auf die Versuche von Krehl und Romberg hingewiesen, bei denen die ganglienhaltigen Abschnitte des Herzens abgeklemmt werden konnten, ohne dass in den Herzschlägen wesentliche Störungen eingetreten wären.

Die Physiologen werden sich freilich mit dieser Anschauungsweise nicht befreunden können, da nach den gangbaren Ansichten der Schwerpunkt der Thätigkeit des Sympathicus gerade in gewissen motorischen Funktionen, wie in der Beherrschung der Darmperistaltik, der Uteruskontraktionen, der vasomotorischen Erscheinungen liegt. Nach den Ergebnissen der physiologischen Forschung sollte man vielmehr annehmen, dass das sympathische Nervensystem, auch wenn man nur seine eigenen autochthonen Elemente in Betracht zieht, sowohl aus motorischen und sekretorischen, wie auch aus sensibeln Fasern besteht.

R. y. Cajal beschreibt beim Hühnchen, wie wir schon oben sahen, mit voller Bestimmtheit Fasern, die von den vorderen, den motorischen Wurzeln her in die Ganglien eintreten. An der betreffenden wichtigen Stelle (p. 10) heisst es von jenen Fasern, dass sie „Llegan de la médula, entremezcladas con las motrices, de las que se distinguen por su notable delgadez. Después de un curso tortuoso á través del ganglio, se ramifican varias veces y terminan por finos ramúsculos varicosos pericelulares." Die Beziehungen der sympathischen Ganglien zu den hinteren Wurzeln führt Cajal nicht auf spinale Fasern zurück, die in das sympathische Ganglion eintreten, sondern im Gegenteil auf gewisse sympathische Zellen, die ihren Nervenfortsatz rückläufig in die Spinalganglien senden, wo er die Zellen korbgeflechtartig umrankt.

Die gleiche Anschauung vertritt, offenbar auf Grund der Untersuchungen des spanischen Forschers, auch Van Gehuchten in seiner soeben erschienenen Zusammenstellung (p. 672), indem

er sagt: „On peut supposer que les fibres d'origine cérébro-spinale amenées par les rameaux communicants dans les ganglions de la chaîne sympathique, sont des fibres motrices destinées à maîntenir les cellules nerveuses sympathiques sous la dépendance du système nerveux cérébro-spinal."

Meine eigenen Erfahrungen haben in dieser Beziehung insofern ein anderes Resultat ergeben, als in den allerdings seltenen Fällen, wo es mir beim Hühnchen möglich war, die in den sympathischen Ganglien frei endigenden Fasern nach der Gegend der Wurzeln hin ein Stückchen zu verfolgen, ich mehr den Eindruck gewonnen habe, als würden sich die fraglichen Elemente aus den sensibeln Wurzeln ablösen. Eine absolute Sicherheit konnte ich aber in dieser Hinsicht nicht erreichen, wohl aber glaube ich, dass hiefür ein positiver Fall im Ganglion sphenopalatinum vorliegt, das an seiner hinteren Spitze ein Bündel vom Ganglion Gasserii empfängt. Aber wären meine Erfahrungen nach dieser Richtung hin auch vollkommen abschliessend, so könnte man daraus nur nach der positiven, nicht auch nach der negativen Seite hin Schlüsse ziehen, d. h. nicht etwa folgern, dass die sensibeln Wurzeln allein Fasern an die sympathischen Ganglien abgeben. Vielmehr sprechen nicht nur die positiven Angaben Cajal's, sondern auch die Thatsachen der Physiologie dafür, dass auch die motorischen Wurzeln zu den sympathischen Ganglien in Beziehung stehen dürften, obgleich ich bemerken muss, dass eine der motorischen Funktionen des Sympathicus, die Beherrschung der Darmbewegung, nach neuesten Erfahrungen auch in den Beziehungen der hinteren Wurzeln zu dem Sympathicus ihr anatomisches Substrat finden kann. Steinach[1]) fand nämlich beim Frosche, dass Reizung der hinteren Wurzeln mit Induktionsströmen lokale Kontraktionen

[1]) E. Steinach, Über die motorische Innervation des Darmtraktus durch die hinteren Spinalnervenwurzeln. Lotos, Neue Folge, Bd. XV, 1893.

sowie peristaltische und antiperistaltische Bewegungen im Darmtraktus bewirkte; es folgert daraus, dass die Fasern, die die Darmmuskulatur versorgen, nicht in den vorderen, sondern in den hinteren Wurzeln verlaufen, wobei einer jeden Wurzel ein bestimmtes Gebiet des Tractus intestinalis untergeordnet zu sein scheint. Steinach erinnert hier an die von mir[1]) zuerst beschriebenen, von Cajal[2]), Van Gehuchten[3]) und Retzius[4]) bestätigten Fasern in den Hinterwurzeln, die, aus Vorderhornzellen entspringend, die Ganglien ohne Verbindung mit ihren Zellen durchsetzen.

Es wäre nun möglich, dass die letzteren Fasern nicht wie die in den Vorderwurzeln enthaltenen Fasern direkt an die Musculatur herantreten, sondern dass sie alle die Bestimmung haben, dem Sympathicus motorische Funktionen zu übertragen, d. h. dass sie alle in die Ganglien des Grenzstranges eindringen. Vielleicht wäre darin auch eine Erklärung für ihren eigenartigen Verlauf gegeben. Sie entwickeln sich sehr frühzeitig: schon am vierten Tage konnte ich vollentwickelte Zellen und Fasern dieser Art nachweisen, zu einer Zeit also, wo das Herausschwärmen der sympathischen Elemente aus den Ganglienanlagen nach dem Zeugnisse von His jun.[5]) noch nicht abgeschlossen ist ein Teil derselben also gewiss noch innerhalb dieser Anlagen

---

[1]) M. v. Lenhossék, Über Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. Anat. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 360.

[2]) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle epinière du poulet? Anat. Anzeiger, Jahrg. V 1890, p. 613.

[3]) A. Van Gehuchten, Les éléments nerveux moteurs des racines postérieures. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1893, p. 215.

[4]) G. Retzius, Zur Kenntnis der ersten Entwickelung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biol. Untersuch., Neue Folge, V, Stockholm 1893, p. 48.

[5]) W. His jun., Die Entwickelung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. Abhandl. der mathem.-physiol. Klasse der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XVIII, 1891, p. 8.

ihre Lage hat: so könnte man also leicht verstehen, weshalb die fraglichen Fasern, die auf die sympathischen Zellen loszusteuern haben, in ihrem sich schon sehr frühzeitig anlegenden Verlauf so abweichend von dem Verhalten der anderen aus dem Vorderhorn entspringenden Fasern an die Ganglienanlagen, die Spinalganglien geknüpft sind. Ich möchte hier hervorheben, dass schon v. Kölliker[1]) die von mir und Cajal gefundenen „motorischen Hinterwurzelzellen" als „sympathische" aufgefasst hat.

Mögen nun aber die in das sympathische Ganglion eintauchenden und darin frei endigenden spinalen Fasern motorisch oder sensibel sein, aus der vorderen oder hinteren Wurzel kommen, das schematische Bild, das wir uns nach unseren neuen Erfahrungen vom Sympathicus und von seinen Beziehungen zu dem centralen Nervensystem bilden können, bleibt im wesentlichen das gleiche. An das baumförmig verästelte Ende einer spinalen Nervenfaser fügt sich eine andere Zelle an, die dann wieder nach der Peripherie einen Fortsatz entsendet und dieser erst erreicht das Endorgan. So besteht die Leitungsbahn zwischen dem vom Sympathicus beherrschten Endigungsgebiet und dem Centrum aus wenigstens zwei Nerven einheiten: aus der centralen Zelle, sei es nun eine motorische Vorderhornzelle oder eine Spinalganglienzelle, und der sympathischen Zelle mit ihrem peripherischen Fortsatz. Möglich, sogar sehr wahrscheinlich, dass die Zahl der Glieder der Kette stellenweise noch vermehrt wird durch Einschaltung mehrerer sympathischen Nerveneinheiten. Es scheint, dass die Funktionen, denen der Sympathicus vorsteht, derartige sind, dass sie direkt durch spinale Fasern nicht ausgeübt werden können, sondern

[1]) A. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LI. 1890. p. 16.

dass es dazu der Einfügung einer oder mehrerer spezifischen Zellen in die Kette bedarf. Die Thätigkeit und Vermittelung dieser Zellen ist notwendig, damit die betreffenden Reize, wenn sie sensibler Natur sind, von den spinalen Faserenden aufgenommen werden, wenn sie Bewegungs- oder Sekretionsimpulse sind, von jenen Enden her auf die betreffenden Endorgane einwirken können[1]).

[1]) Die soeben erschienene Arbeit von R. y Cajal: Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos etc., Madrid 1893 konnte nicht mehr berücksichtigt werden. Sofern unsere Resultate zusammentreffen, möchte ich die vollkommene Unabhängigkeit meiner Befunde betonen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Zwei bipolare Zellen aus dem Ganglion spirale cochleae der jungen Maus.

Fig. 2. Übersichtsbild der Nervenendigungen in der Macula acustica sacculi.

Fig. 3 und 4. Isoliert imprägnierte intraepitheliale Endbäumchen aus der Macula acustica sacculi.

Sämtliche Figuren sind nach Golgi'schen Präparaten bei mittelstarken Vergrösserungen angefertigt.

Tafel II.

Fig. 1. Eine Papilla der Gaumenschleimhaut der Barbe, mit imprägnierten Sinneszellen in den Endknospen.

Fig. 2. Imprägnierte Stützzellen aus denselben Endknospen.

Fig. 3. Nervenendigungen an den Knospen der Gaumenschleimhaut der Barbe.

Fig. 4, 5 u. 6. Dasselbe. In Fig. 5 Andeutungen einer Cupula. In Fig. 6 sieht man deutlich die Zusammensetzung des cirkumgemmalen Korbes aus zwei Faserbäumchen.

Fig. 7—10. Endknospen aus der Mundschleimhaut eines jungen Meeraales, mit den zutretenden Nervenfasern, der Cupula und den an den Knospen emporziehenden Nervenfasern. In Fig. 8 eine intergemmale freie Nervenverästelung.

Fig. 11 u. 12. Dasselbe, mit imprägnierten cirkumgemmalen Nervenfasern.

Alle Figuren stellen Golgi-Bilder bei mittleren Vergrösserungen dar.

Tafel III.

Fig. 1. Spinalganglion eines 14tägigen Hühnchens, mit imprägnierten Ganglienzellen und Nervenfasern. *a, b, c, d, e, f* = multipolare Zellformen; *g, h, i, j, k, l, m, n, o, p, r* = successive Entwickelungsformen. *R.* = Rückenmark; *H. W.* = hintere Wurzel; *V. W.* = vordere Wurzel. *R. v.*, *R. d.* = Ramus ventralis und dorsalis.

Fig. 2. Spinalganglion, Verästelung der Spinalnerven und sympathisches Ganglion. Aus dem Halsteil eines 13tägigen Hühnchens. Die Nervenfortsätze der sympathischen Zellen sind rot dargestellt. *Ggl. spin.* = Spinalganglien. *V. W.* = vordere Wurzel. *R. dors.* = dorsaler Art des Spinalnerven, *R. v. lat.* und *R. ventr. med.* = medialer und lateraler Teilungsast des Ramus ventralis. *Gangl. symp.* = ein Ganglion des Grenzstranges auf dem Querschnitt, mit Nervenzellen. Der Nervenfortsatz der mit *a* bezeichneten Zelle geht in den lateralen Ast, der der Zelle *b* in den medialen Ast über. *c, d* = randständige Zellen, mit an ihrem Ende verdickten peripherischen Dendriten.

Golgi-Bilder, mittlere Vergrösserung.

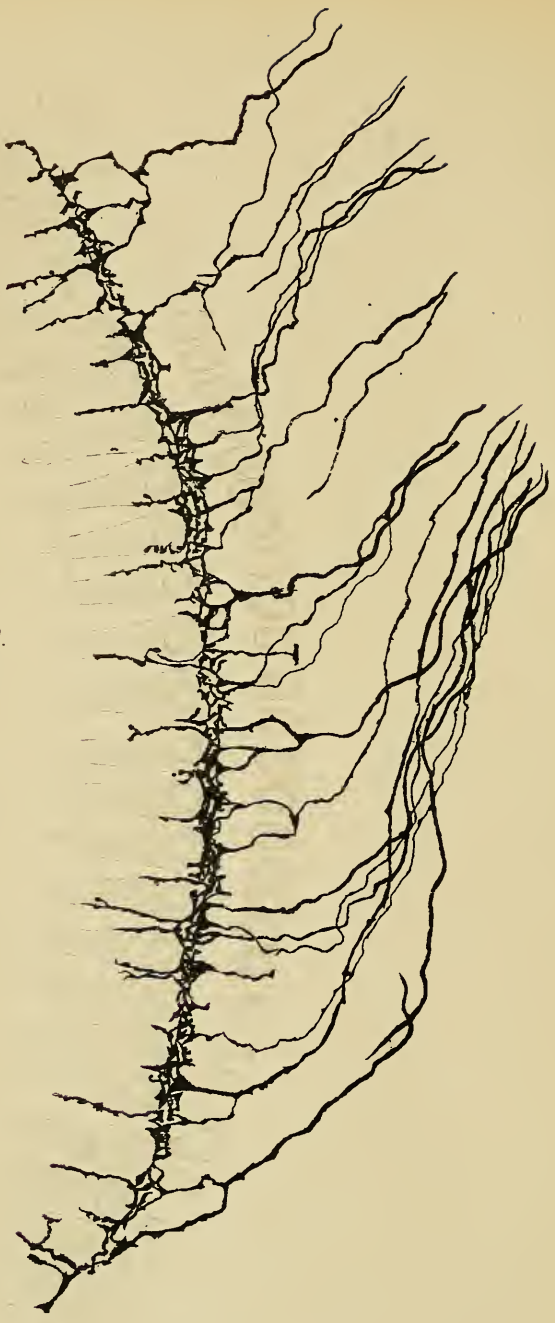


Fig. 2.

Fig. 1.

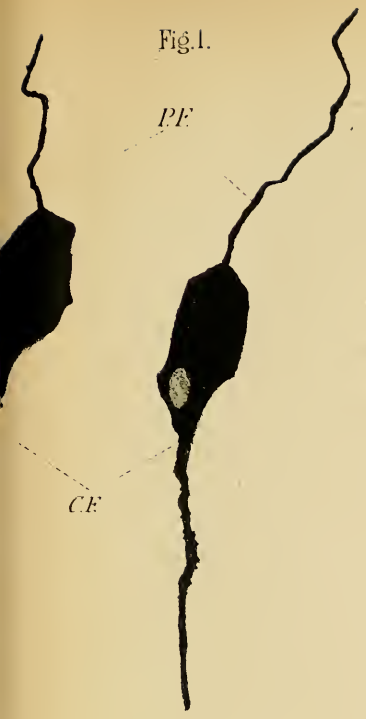


Fig. 3.

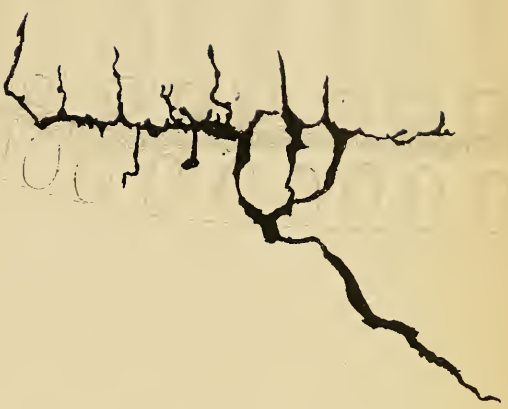


Fig. 4.

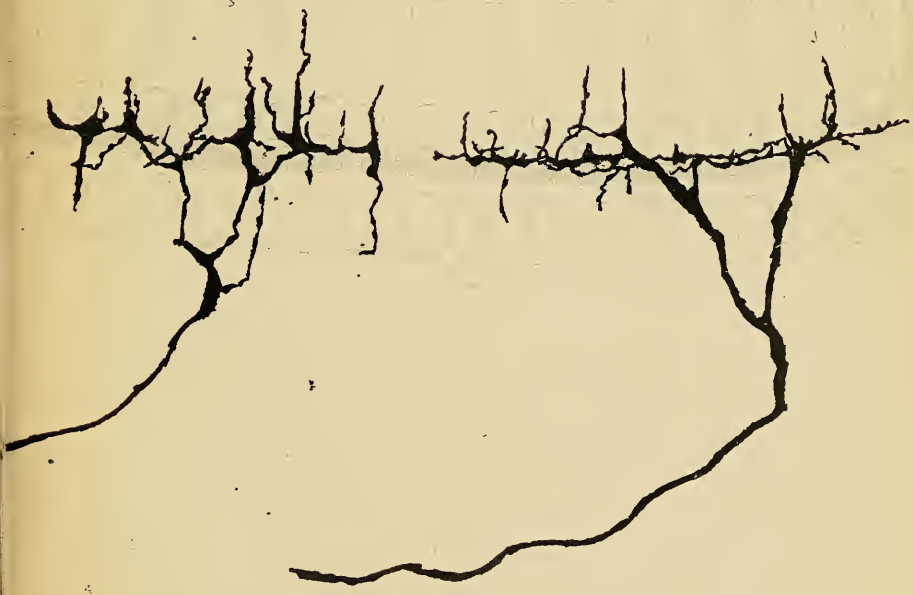


Fig. 3.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

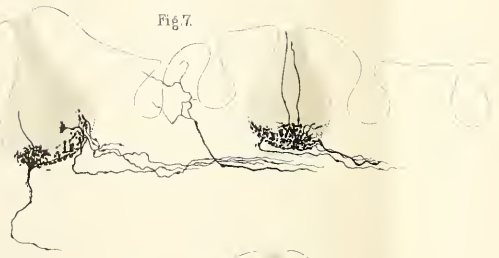


Fig. 8.

Fig. 9.

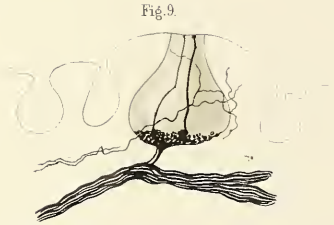


Fig. 10.

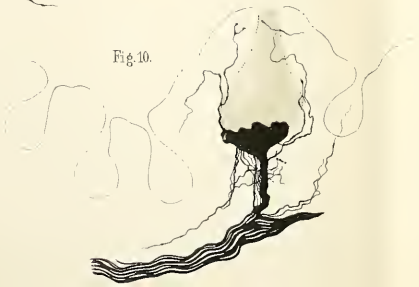
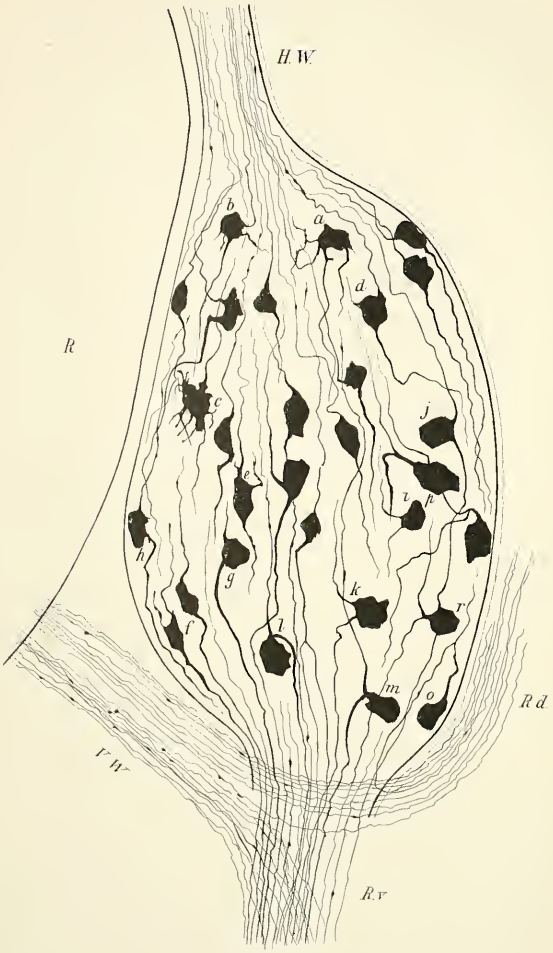


Fig. 11.

Fig. 12.

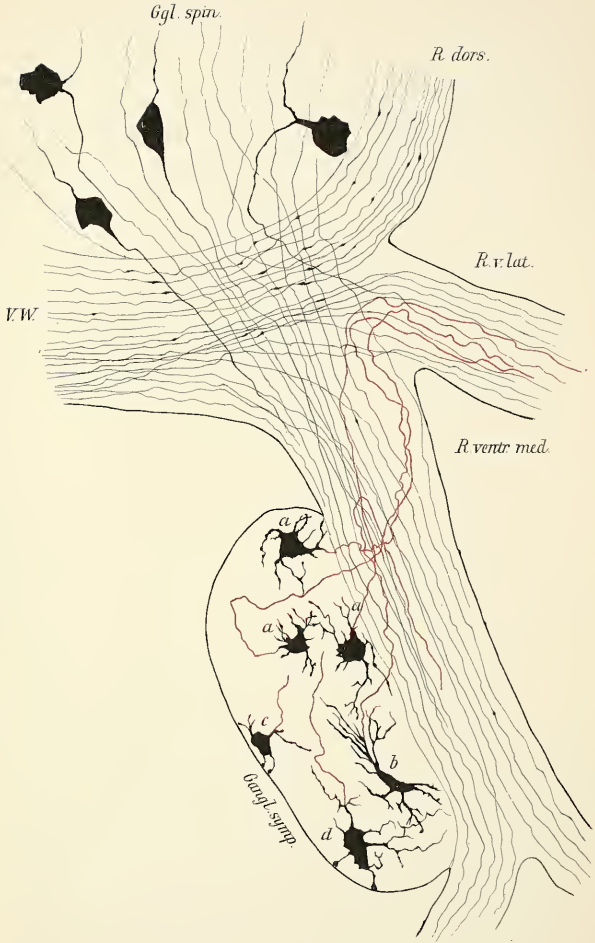
Fig. 1.



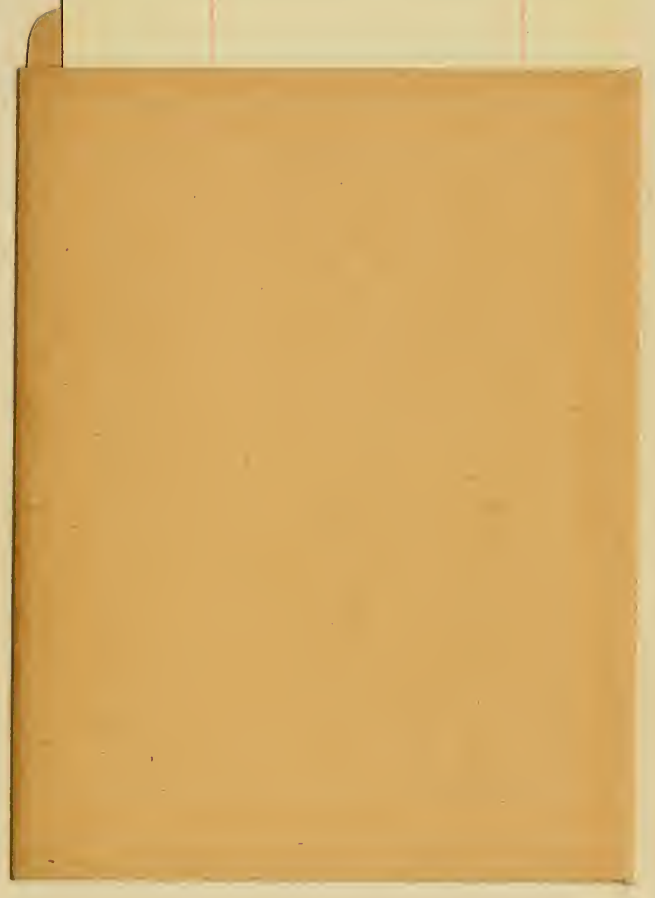
AUTOR DEL.

KGL. UNIVERSITÄTSDRUCKEREI VON H. STÜRTZ, WÜRZBURG.

Fig. 2.



VERLAG VON J. F. BERGMANN, WIESBADEN.

QM575 L54

Lenhossék
Beiträge zur histologie des
nervensystems und der sinnesorgane